# *ELLISELLA KIRSCHBAUMI* GAYET & MEUNIER, 1991, GYMNOTIFORME FOSSILE DE BOLIVIE ET SES RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES AU SEIN DES FORMES ACTUELLES

par

Mireille GAYET (1) , François J. MEUNIER (2) et Frank KIRSCHBAUM (3)

**RÉSUMÉ**. - Après la description anatomique d'*Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991, les relations phylogénétiques de ce gymnote fossile du Miocène terminal de Bolivie, ainsi que celles des autres Gymnotiformes entre eux, sont étudiées: au sein des Ostariophysi, les Gymnotiformes représentent un groupe monophylétique; la famille des Apteronotidae est considérée comme groupe-frère de toutes les autres; *Ellisella kirschbaumi*, qui n'est pas le représentant le plus primitif du groupe, est placé comme groupe-frère du sous-ordre des Gymnotoidei (nouvel usage); parmi les Gymnotoidei, la famille des Sternopygidae représente le groupe-frère de l'infra-ordre des Gymnotia nov. dont la superfamille des Rhamphichthyoidea (Hypopomidae + Rhamphichthyoidae) représente le groupe-frère de celle des Gymnotoidea (Gymnotidae + Electrophoridae). La connaissance d'*Ellisella kirschbaumi*, seule forme fossile connue jusqu'à présent, ne permet pas de confirmer ou d'infirmer la position phylogénétique des Gymnotiformes au sein des Ostariophysi, soit en relation avec les Characiformes, soit avec les Siluriformes.

**ABSTRACT**. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991, a gymnotiform fossil of Bolivia and its phylogenetical relationships within the extant Gymnotiformes.

After the anatomical description of *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991, the phylogenetical relationships of this fossil gymnotoid from the late Miocene of Bolivia, are studied, so thoses of the Gymnotiformes. Inside the Ostariophysi, the order Gymnotiformes represents a monophyletic group; family Apteronotidae is the sister-group of all other Gymnotiformes' families; *Ellisella kirschbaumi* is not the most primitive taxon and is considered as the sister-group of the suborder Gymnotoidei (new usage) including all the Gymnotiformes except the Apteronotidae; inside this suborder, the family Sternopygidae is the sister-group of the Gymnotia nov. including two superfamilies: the Rhamphichthyoidea, considered as the sister-group of the Gymnotoidea. The knowledge of *Ellisella kirschaumi*, the only known fossil, cannot help us in the phylogenetical position of the Gymnotiformes inside the Ostariophysi, closer the Characiformes or the Siluriformes.

Mots-clés. - Ostariophysi, Gymnotiformes, Bolivia, Miocene, Phylogeny.

(1) URA 11 du CNRS, Centre des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard, 27-43 boulevard du 11 novembre, 69622 Villeurbanne cedex, FRANCE.

(2) Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05 et URA 1137 du CNRS, Equipe de Recherche "Formations squelettiques", Laboratoire d'Anatomie comparée, Université Paris 7 D. Diderot, 2 place Jussieu, 75251 Paris cedex 05, FRANCE.

(3) Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei im Forschungsverbund, Müggelseedamm 310, 12587 Berlin, ALLEMAGNE.

*Cybium 1994, 18(3): 273-306.*

En 1985, les géologues du C.T.P (Centro de Tecnología Petrólera) de Santa Cruz de la Sierra en Bolivie remettaient à l'un d'entre nous (MG) un matériel provenant du Río Alto Moile, au Nord-Ouest de la ville et récolté par la brigade d'exploration dirigée par Rubén Lopez au cours d'une mission de terrain (Fig. 1). D'après les renseignements donnés, les fossiles proviendraient d'au moins deux niveaux différents (Marshall *et al.*, 1993): l'un ne contiendrait que des mammifères [une dent de rongeur et une phalange de litopterne rapporté à *Theosodon* (*ibid.*)], l'autre aurait fourni des poissons et des restes de plantes. Mammifères, poissons et plantes indiquent un milieu continental. Le groupe des poissons est de loin le plus important puisqu'il se compose de représentants de trois ordres (Siluriformes, Gymnotiformes et probablement Characiformes) appartenant au même super-ordre des Ostariophysi, avec une prépondérance très nette pour les Gymnotiformes. Cependant, nous devons tenir compte du fait que cet échantillonnage ne correspond qu'à une rapide récolte de surface et non à des fouilles véritables. Cet échantillon, étudié ici en état, n'est donc pas représentatif de la population. Le travail qui suit concerne, en première partie, l'étude dé-

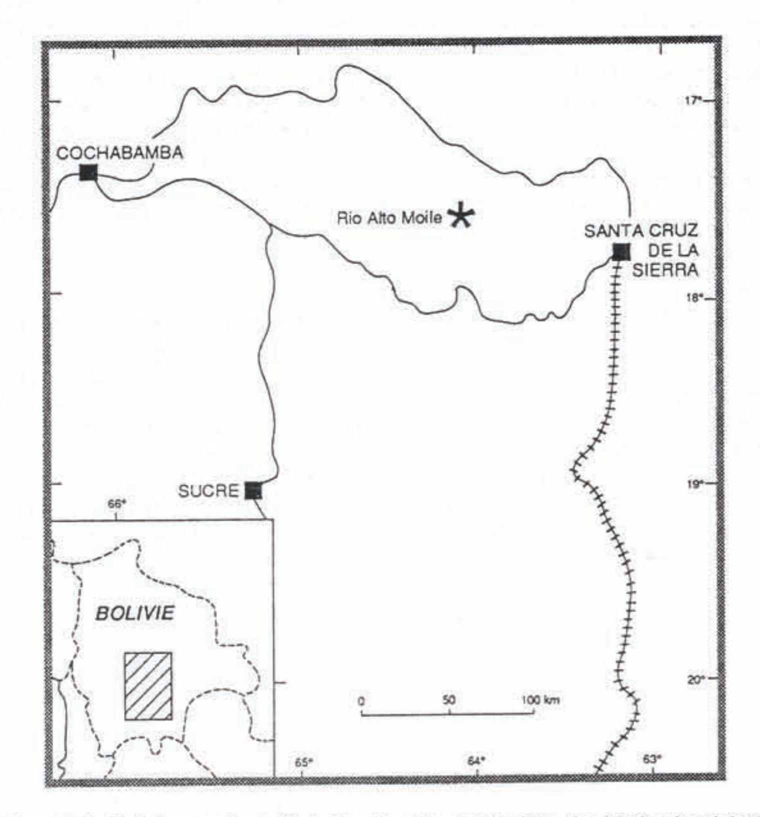



Fig. 1. - Carte de la Bolivie centrale du Sud situant le gisement du Río Alto Moile où a été découverte *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991 (d'après Marshall *et al.*, 1993, modifiée). *[Map of south-central Bolivia showing the fossil vertebrate locality of Río Alto Moile where* Ellisella kirschbaumi *Gayet & Meunier, 1991 has been found. From Marshall* et al., *1993, modified.]*

taillée du Gymnotiforme fossile qui est le premier et seul connu au monde à ce jour; une seconde partie intéresse la phylogénie des Gymnotiformes actuels et la position d'*Ellisella kirschbaumi* au sein de cet ordre. Deux publications ont déjà précédé ce travail : une note préliminaire annonçant la découverte de ce premier gymnote fossile (Gayet et Meunier, 1991) et une étude de la régénération seule, observée chez le taxon fossile, comparée à celle des formes actuelles (Meunier et Gayet, 1991).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Matériel examiné

***Gymnotiformes***

Aucun autre Gymnote fossile n'ayant été trouvé à ce jour, toutes les comparaisons ont été réalisées avec du matériel actuel.

*Famille des Apteronotidae*

*Apteronotus leptorhynchus* (Ellis *in* Eigenmann, 1912): animaux élevés au laboratoire; *Apteronotus hasemani* (Ellis, 1913); *Sternarchella schotti* (Steindachner, 1868); *Sternarchella* sp.: un spécimen intact et un spécimen régénéré; *Sternarchorhynchus curvirostris* (Boulenger, 1887); *Sternarchorhynchus oxyrhynchus* (Müller & Troschel, 1848); *Sternarchorhynchus mormyrus* (Steindachner, 1868).

*Famille des Sternopygidae*

*Eigenmannia lineata* (Müller & Troschel, 1848): animaux élevés au laboratoire; *Eigenmannia* sp.: Trinidad (Bolivie); *Rhabdolichops troscheli* (Kaup, 1856); *Rhabdolichops axillaris* (Günther, 1864); *Sternopygus macrurus* (Bloch & Schneider, 1801).

*Famille des Hypopomidae*

*Hypopomus beebei* Schultz, 1944; *Hypopomus artedi* (Kaup, 1856); *Hypopomus brevirostris* (Steindachner, 1868); *Hypopygus lepturus* Hoedeman, 1962; *Parupygus savannensis* Hoedeman, 1962; *Steatogenys elegans* (Steindachner, 1880); *Steatogenys duidae* (La Monte, 1929).

*Famille des Rhamphichthyidae*

*Gymnorhamphichthys hypostomus,* Ellis *in* Eigenmann, 1912; *Rhamphichthys rostratus* (Linné, 1758).

*Famille des Gymnotidae*

*Gymnotus carapo* Linné, 1758; *Gymnotus anguillaris* Hoedeman, 1962; *Gymnotus coatesi* La Monte, 1935.

*Famille des Electrophoridae*

*Electrophorus electricus* (Linné, 1766) (deux spécimens, radiographies).

***Siluriformes***

*Famille des Ariidae*

*Arius* sp. Madagascar, squelette disséqué; *Arius* sp. Holocène du Mali. *Tachysurus dussumieri,* Madagascar, squelette disséqué; *Ictalurus melas* (Rafinesque, 1820), Amérique du Nord.

*Famile des Callichthyidae*

*Corydoras melanistius* Fraser-Brunner, 1947.

***Characiformes*** (tous originaires de Guyane)
*Famille des Characidae*
*Astyanax leopoldi*, Géry *et al.*, 1988.
*Famille des Erythrynidae*
*Hoplias aimara* (Valenciennes, 1846).
*Famille des Hemiodidae*
*Hemiodopsis quadrimaculatus* (Pellegrin, 1908).
*Famille des Lebiasinidae*
*Copella carsevennensis* (Regan, 1912).
*Famille des Anostomidae*
*Leporinus despaxi*, Puyo, 1943.

***Cypriniformes***
*Famille des Cyprinidae*
*Cyprinus carpio* Linné, 1758, France.

**Abréviations utilisées**
CST Lyon = Centre des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard, Lyon I.
Y.P.F.B. = Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos.

**Techniques morphologiques**

Certains spécimens actuels, particulièrement les Gymnotiformes et les Characiformes, ont été traités par la technique de double coloration au bleu alcian-alizarine de Simons et Van Horn (1971), légèrement modifiée (Francillon et Meunier, 1985). Certains animaux sont conservés entiers dans le glycérol après retrait des écailles. Pour d'autres, le squelette caudal est prélevé et monté entre lame et lamelle. Des squelettes disséqués ainsi que des radiographies ont également été utilisés (voir liste ci-dessus).

Les poissons de Río Alto Moile sont préservés dans une argile verte très fine, conservant de manière très fidèle l'empreinte des os et même parfois des parties molles. C'est pourquoi la nageoire adipeuse a pu être observée sans difficulté, celle-ci ayant laissé une empreinte parfaite sur le sédiment. Les os du squelette axial sont parfaitement bien préservés et ne demandent aucune préparation spéciale.

**Méthodologie systématique**

La méthode de classification utilisée ici est l'analyse phylogénétique préconisée par Hennig (1950, 1966). La classification générale des Ostariophysi de Fink et Fink (1981) a été utilisée pour le choix des outgroups nécessaires à la comparaison des caractères et à la définition de leur polarité. Certaines familles comme les Sternopygidae ont fait l'objet d'une étude exhaustive de la part de scientifiques (Mago-Leccia, 1978; Lundberg et Mago-Leccia, 1986) attestant, d'après ces auteurs, de leur monophylie. En revanche, la monophylie des autres familles a été acceptée *a priori*, aucune étude particulière n'ayant été faite sur la totalité des taxons de chacune d'entre elles.

## SYSTÉMATIQUE DES GYMNOTIFORMES

Les Gymnotiformes, ou Gymnotes, vivent exclusivement dans les eaux douces ("Primary fresh-water fishes" de Myers, 1938) d'Amérique Centrale (invasion récente) et

d'Amérique du Sud, du Guatémala à Río de la Plata en Argentine, et quasi strictement à l'Est des Andes (Berra, 1981). Trois espèces seulement (Mago-Leccia, 1978) vivraient actuellement dans les rios drainant les eaux vers l'Océan Pacifique. Les Gymnotiformes sont représentés, dans la nature actuelle, par six familles (les Sternopygidae, les Rhamphichthyidae, les Hypopomidae, les Apteronotidae, les Gymnotidae et les Electrophoridae) comprenant 23 genres au moins et plus de 60 espèces.

Connus depuis très longtemps en raison de leur capacité à fournir, pour certains d'entre eux, des fortes décharges électriques, ils avaient déjà été remarqués par A. de Humboldt lors de son voyage en Amérique du Sud de 1799 à 1804 (Gayet, sous presse). Ils ont fait l'objet de recherches neurobiologiques en liaison avec leurs propriétés d'électrogenèse (Ellis, 1913; Williamson, 1975; Kirschbaum et Denizot, 1975; Leyhausen *et al.*, 1987), d'ontogenèse et de régénération de leur squelette caudal (Ellis, 1913; Meunier et Kirschbaum, 1978, 1984; Kirschbaum et Meunier, 1981, 1988), plus qu'anatomiques (Chardon et La Hoz, 1973, 1974; Mago-Leccia, 1978; Lundberg et Mago-Leccia, 1986). Il semblerait que Regan (1911) soit l'inventeur du terme Gymnotiformes, considéré par cet auteur comme une "division" au sein des Cyprinoidea (cf. Mago-Leccia, 1978). Depuis, les Gymnotes sont appelés, selon les auteurs, Gymnotoidei ou Gymnotoidea, et ce, quelle que soit leur position phylogénétique au sein des Ostariophysi. Le terme de Gymnotiformes, en tant qu'ordre, a été repris par Mago-Leccia (1978) que nous suivons ici.

Leur ostéologie, à l'exception de celle de *Sternopygus*, est encore incomplètement connue malgré certains travaux (Regan, 1911; Chardon et La Hoz, 1973, 1974; Mago-Leccia, 1978; Mago-Leccia et Lundberg, 1984), ce qui rend parfois malaisées les comparaisons avec les autres Ostariophysi; leurs relations phylogénétiques au sein de ce super-ordre ont, en conséquence, été peu abordées (Chardon, 1968; Roberts, 1973; Fink et Fink, 1981; Fuiman, 1984). Les Gymnotiformes ont été classiquement reliés aux Characoidei ou reconnus comme dérivant de ce groupe, les ressemblances entre eux et les Silures étant alors considérées comme des adaptations parallèles dues à une même vie nocturne en rivière (Greenwood *et al.*, 1966; Roberts, 1973). Dès 1973 cependant, Chardon et La Hoz avaient remarqué les relations existant entre Gymnotes et Silures et les difficultés de relier directement ces premiers aux Characiformes. En 1981, Fink et Fink ont proposé un important changement dans les relations phylogénétiques intra-Ostariophysi en considérant les Gymnotiformes comme groupe-frère des Siluriformes et non plus des Characiformes, suivis en cela par Fuiman (1984). Leur classification est alors la suivante:

- Super-ordre des Ostariophysi
  - Série des Anotophysi
    - Ordre des Gonorhynchiformes
  - Série des Otophysi
    - Sous-série des Cypriniphysi
      - Ordre des Cypriniformes
    - Sous-série des Characiphysi
      - Ordre des Characiformes
      - Ordre des Siluriformes
        - Sous-ordre des Siluroidei
        - Sous-ordre des Gymnotoidei

Quelles que soient les conceptions phylogénétiques des Ostariophysi et principalement des Gymnotiformes en leur sein, très peu d'auteurs, à notre connaissance, ont suivi

Fink et Fink (1981) dans l'utilisation du terme de Siluriformes incluant les Gymnotoidei (= Gymnotiformes). Nous utiliserons ici le terme de Siluriformes (*sensu* Chardon, 1968) pour désigner les seuls poissons-chats comme cela a toujours été, c'est-à-dire représentant les Siluroidei de Fink et Fink (1981). Le terme de Gymnotiformes (*sensu* Mago-Leccia, 1978) désignera les Gymnotiformes ou anguilles électriques, c'est-à-dire les Gymnotoidei de Fink et Fink (1981).

Mago-Leccia (1978) rappelle les diverses classifications des Gymnotiformes données par les auteurs, de Regan (1911) à Chardon et La Hoz (1974), avant de présenter sa propre classification comme suit (simplifiée):

Super-ordre des Ostariophysi
- Ordre des Gymnotiformes
  - Sous-ordre des Sternopygoidei
    - Infra-ordre des Rhamphichthya
      - Superfamille des Archaeogymnotoidea
        - Famille des Sternopygidae
      - Superfamille des Rhamphichthyoidea
        - Famille des Rhamphichthyidae
        - Famille des Hypopomidae
    - Infra-ordre des Apteronotia
        - Famille des Apteronotidae
  - Sous-ordre des Gymnotoidei
        - Famille des Gymnotidae
        - Famille des Electrophidae

Cette classification, fondée essentiellement sur des caractères ostéologiques des genres et espèces du Vénézuéla, ne tient pas compte, entre autres, des potentialités de régénération des différentes familles. L'ordre des Sternopygoidei tel que le définit Mago-Leccia en 1978 nous apparaît comme étant paraphylétique. Nous proposons, par conséquent, notre propre classification phylogénétique. Plusieurs possibilités se sont présentées à nous: utiliser les termes créés ou utilisés par Mago-Leccia avec un nouvel usage ou créer des termes nouveaux. Nous avons préféré la seconde solution à l'exception du terme "Gymnotoidei". Notre hypothèse est donc représentée par la classification phylogénétique suivante:

Super-ordre des Ostariophysi
- Ordre des Gymnotiformes
  - Sous-ordre des Apteronotoidei nov.
    - Infra-ordre des Apteronotia (*sensu* Mago-Leccia, 1978)
      - Superfamille des Apteronotoidea
        - Famille des Apteronotidae
  - Sous-ordre des Gymnotoidei (nouvel usage)
    - Infra-ordre des Sternopygia nov.
      - Superfamille des Sternopygoidea nov.
        - Famille des Sternopygidae (*sensu* Mago-Leccia, 1978)
    - Infra-ordre des Gymnotia nov.
      - Superfamille des Rhamphichthyoidea
        - Famille des Hypopomidae
        - Famille des Rhamphichthyidae

Superfamille des Gymnotoidea
Famille des Gymnotidae
Famille des Electrophoridae

Dans la description qui suit, ainsi que dans l'analyse phylogénétique, tous les termes employés sont ceux de cette classification; les termes utilisés par des auteurs plus anciens sont éventuellement, pour une meilleure compréhension, mis entre parenthèses.

## DESCRIPTION DU FOSSILE

### *Ellisella* Gayet & Meunier, 1991
(Fig. 2-10)

***Espèce-type***. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991 du Miocène supérieur de Río Alto Moile (Bolivie).

1991: *Ellisella kirschbaumi:* Gayet et Meunier, p. 473: fig. 1-3.

***Diagnose émendée***. - Gymnotiforme aplati latéralement, dont l'appareil operculaire (opercule et préopercule) est ornementé de rides rayonnantes tuberculées; opercule en quart de rond; présence d'une nageoire adipeuse dorsale, longue; os intramusculaires nombreux, de quatre sortes (épipleuraux, épineuraux, épicentraux et myorhabdos); épipleuraux multiramés à leurs deux extrémités; myorhabdos dorsaux et ventraux présents sur toute la longueur du corps; lépidotriches anaux ne présentant qu'une seule dichotomie distale; présence de côtes pleurales modifiées au niveau des premières épines hémales; écailles présentes, cycloïdes, petites; possibilité de régénération de la partie postérieure du corps de type Gymnotoidei avec baguette cartilagino-osseuse et nageoire anale comprise; non régénération des os intramusculaires, des épines neurales et hémales; canal rachidien fermé; nombre de dichotomies réduites des lépidotriches anaux.

***Holotype***. - Individu n° RL 1596-4 comprenant la partie antérieure du corps et de l'appareil operculaire, appartenant au C.T.P (Y.P.F.B) de Santa Cruz, Bolivie, en prêt au CST, Lyon I (France).

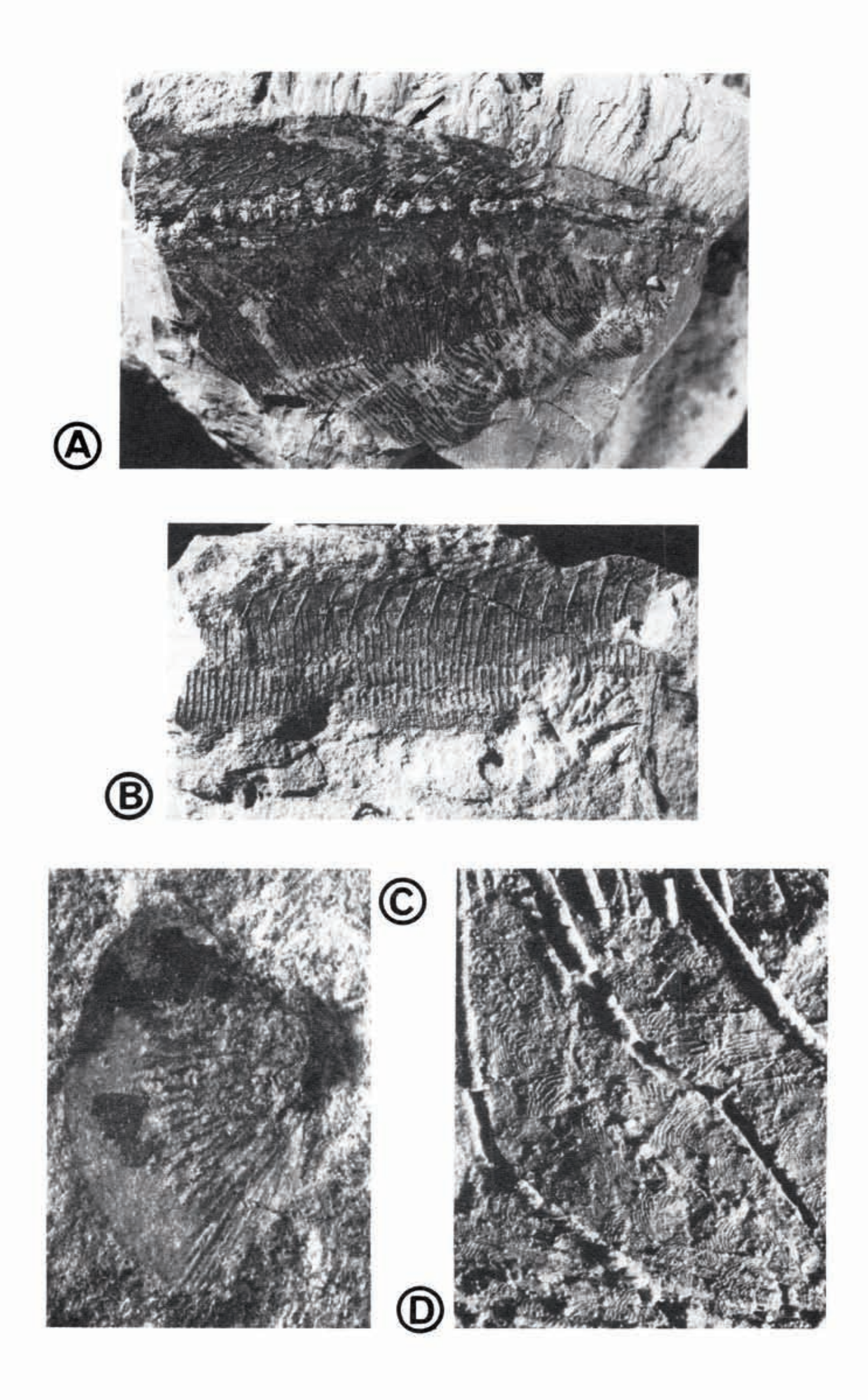
***Matériel***. - Individus RL 1596-1 à 3 et RL 1596-5 à 16, composés de fragments de corps y compris une partie de la nageoire anale et RL 1596-17, opercule isolé, appartenant au C.T.P (Y.P.F.B) de Santa Cruz de la Sierra (Bolivie), en prêt au CST, Lyon I (France). L'individu RL 1596-1 présente un cas de morphogenèse réparatrice de la partie postérieure du corps (Meunier et Gayet, 1991).

***Stratigraphie et localité***. - Miocène supérieur (Tortonien inférieur à/ou moyen) de Río Alto Moile, Formation Yecua (Chasiquien-Huaquérien inférieur?), Bolivie (Marshall *et al.*, 1993).

#### DESCRIPTION ANATOMIQUE

##### *Forme générale du corps*

Aucun des spécimens n'étant complet, il est difficile de décrire l'allure générale d'*Ellisella kirschbaumi*. Il est cependant incontestable, qu'à l'image des Gymnotiformes actuels, *Ellisella* était un poisson extrêmement allongé. Il est aplati comme tous les Gymnotiformes non Gymnotoidea qui, eux, ont un corps cylindrique (Mago-Leccia, 1978; obs. pers.). En effet, tous les individus fossilisés le sont sans aucune torsion du corps con-


A
B
C
D

trairement à ce que l'on observe chez des poissons allongés et cylindriques comme les Anguilles par exemple. Les épines neurales sont toujours en position dorsale par rapport aux centra et sont droites comme chez tous les Gymnotiformes aplatis latéralement (Lundberg et Mago-Leccia, 1986: fig. 16) et non recourbées vers l'arrière comme chez les Gymnotoidea. *Ellisella* est caractérisé, comme tous les Gymnotiformes, par l'absence de nageoires dorsale et pelviennes et la présence d'une très longue nageoire anale débutant juste en arrière de la tête.

Contrairement à tous les Gymnotiformes actuels, *Ellisella kirschbaumi* possède une nageoire adipeuse située à la partie postéro-dorsale du corps (Fig. 2A, 3).

Tout le corps était recouvert d'écailles cycloïdes très petites (Fig. 2D). La peau qui recouvrait l'animal présentait des taches pigmentaires sombres qui ont été préservées chez le fossile (Fig. 4). Ces taches étaient plus nombreuses sur les bat-flancs de l'animal qu'à mi-hauteur et quasiment absentes sur la partie dorsale.

La hauteur maximale du corps du plus grand spécimen (RL 1596-7) est d'environ 32 mm, nageoire anale non comprise, pour une longueur de 30 vertèbres.

***Description de la tête***

Parmi les os du crâne, seuls l'opercule et le préopercule sont conservés, en place, sur l'holotype (RL 1596-4). Un opercule isolé a également été récolté (RL 1596-5).

*Opercule* (Fig. 5). - La forme générale de l'opercule correspond sensiblement à un quart de rond, les bords antérieur et supérieur formant entre eux un angle presque droit. Au niveau du sommet de cet angle, le processus dorsal étroit servait d'attache au muscle dilatator opercularis, dont l'autre extrémité se fixe sur la partie antérieure du sphénotique et du ptérotique (La Hoz et Chardon, 1984: fig. 13A). Le bord postérieur est régulièrement arrondi. Cette forme en quart de rond se retrouve chez *Sternopygus macrurus* (Mago-Leccia, 1978: fig. 25) mais cet os est représenté franchement triangulaire chez cette même

---

Fig. 2. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991.

A. - Vue générale de l'individu RL 1596-1 montrant sa partie postérieure régénérée. Flèche = nageoire adipeuse. Centro de Tecnología Petrolera, Santa Cruz de la Sierra, Bolivie, en prêt au CST, Lyon I, France. (Echelle: 1 mm). *[General view of the specimen RL 1596-1 showing the posterior regenerated part of the body. Arrow = adipose fin. Centro de Tecnología Petrolera, Santa Cruz de la Sierra, Bolivie, in loan to CST, Lyon I, France (Bar: 1 mm).]*

B. - Partie ventrale de l'individu RL 1596-3 montrant les relations de la nageoire anale avec son endosquelette et avec les épines hémales des vertèbres. Centro de Tecnología Petrolera, Santa Cruz de la Sierra, Bolivie, en prêt au CST, Lyon I, France. (Echelle: 1 mm). *[Ventral part of the specimen RL 1596-3 showing the relationships in between anal fin, endoskeleton and hemal spines of the vertebrae. Centro de Tecnología Petrolera, Santa Cruz de la Sierra, Bolivie, in loan to CST, Lyon I, France (Bar: 1 mm).]*

C. - Opercule isolé. Individu RL 1596-5. Centro de Tecnología Petrolera, Santa Cruz de la Sierra, Bolivie, en prêt au CST, Lyon I, France. (Echelle: 1 mm). *[Isolated opercular. Specimen RL 1596-5: Centro de Tecnología Petrolera, Santa Cruz de la Sierra, Bolivie, in loan to CST, Lyon I, France (Bar: 1 mm).]*

D. - Partie du corps de l'individu RL 1596-1 montrant les écailles. Centro de Tecnología Petrolera, Santa Cruz de la Sierra, Bolivie, en prêt au CST, Lyon I, France. (Echelle: 0,1 mm). *[Part of the body of the specimen RL 1596-1 showing the scales. Centro de Tecnología Petrolera, Santa Cruz de la Sierra, Bolivie, in loan to CST, Lyon I, France (Bar: 0.1 mm). ]*

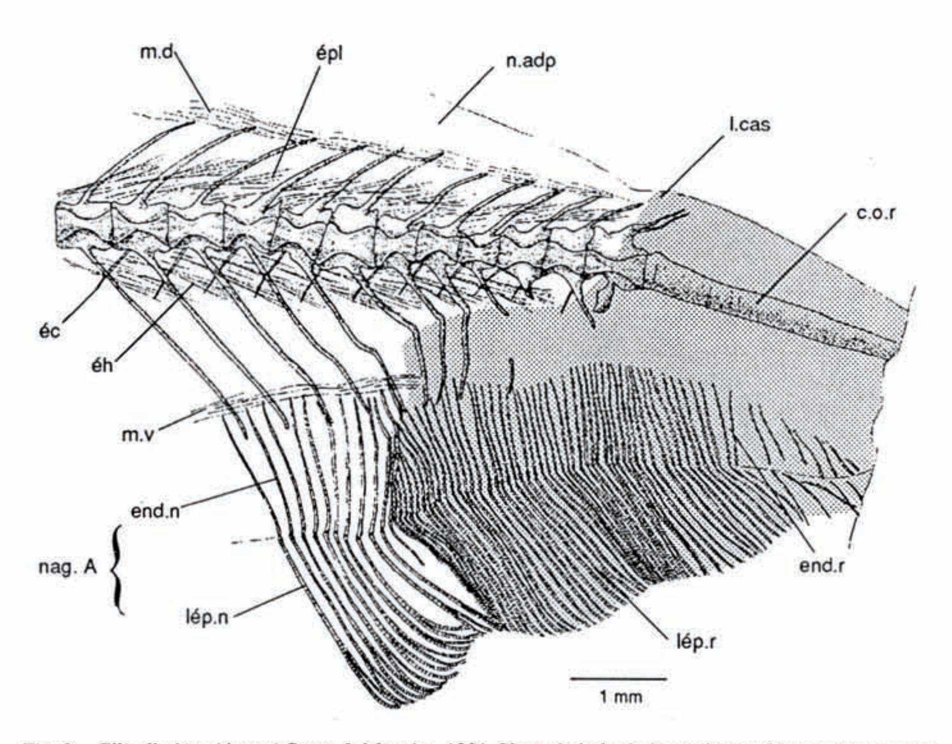



Fig. 3. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991. Vue générale de la partie postérieure du corps de l'individu RL 1596-1 montrant la régénération de la zone la plus postérieure après sa destruction sur le vivant. D'après Meunier et Gayet, 1991 modifié (avec l'autorisation de Geobios, Lyon, France). c.o.r = cylindre osseux régénéré; éc = épicentraux; éh = épine hémale; end.n.= endosquelette normal; end.r = endosquelette régénéré; épl = épipleural; l.cas = ligne de cassure; lép.n = lépidotriche normal; lép.r = lépidotriche régénéré; m.d = myorhabdos dorsaux; m.v = myorhabdos ventraux; n.adp = nageoire adipeuse; nag.A = endo- et dermosquelette de la nageoire anale. *[General view of the posterior part of the specimen RL 1596-1 showing the regeneration of the posteriormost part of the body after its destruction when living. From Meunier and Gayet, 1991 modified (with autorisation of Geobios, Lyon, France). c.o.r = osseous regenerated cylinder; éc = epicentral; éh = hémal spine; end.n. = normal endoskeleton; end.r = regenerated endoskeleton; épl = epipleural; l.cas = line of break; lép.n = normal lepidotricha; lép.r = regenerated lepidotricha; m.d = dorsal myorhabdos; m.v = ventral myorhabdos; n.adp = adipose fin; nag.A = endo- and dermoskeleton of the anal fin.]*

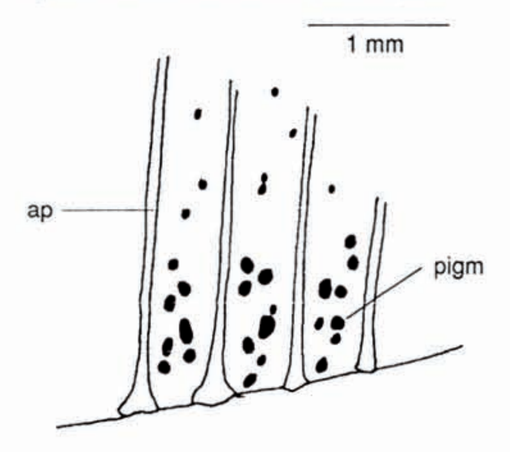



Fig. 4. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991. Fragment de la partie ventrale de l'individu RL 1596-3 montrant la pigmentation de la peau. ap = axonoste proximal de l'endosquelette de la nageoire anale; pigm = pigmentation. *[Ventral part of the specimen RL 1596-3 showing pigmentation of the skin. ap = Proximal axonost of the anal fin endoskeleton; pigm = pigmentation.]*

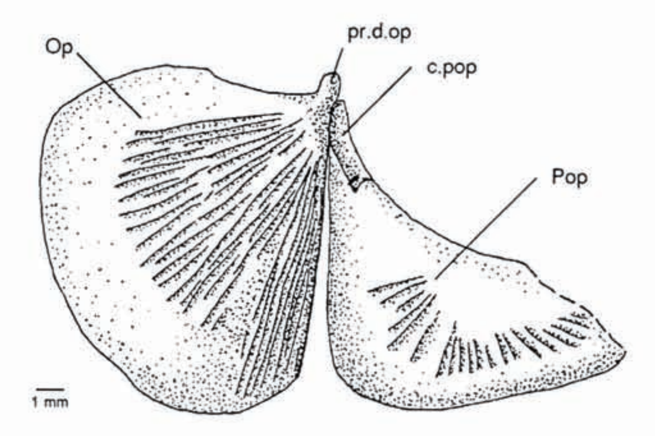



Fig. 5. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991. Appareil operculaire de l'holotype (RL 1596-4). c.pop = canal préoperculaire; Op = opercule; Pop = préopercule; pr.d.op = processus dorsal de l'opercule. *[Opercular apparatus of the holotype (RL 1596-4). c.pop = preopercular canal; Op = opercular; Pop = preopercular; pr.d.op = dorsal process of the opercular.]*

espèce par Chardon et La Hoz, 1973: fig. 2). Chez *Eigenmannia* (Chardon et La Hoz, 1974: fig. 1), l'opercule est beaucoup plus étroit. Chez *Apteronotus* (*ibid.*: fig. 6), le bord supérieur de l'opercule est oblique faisant un angle aigu avec le bord antérieur.

L'opercule d'*Ellisella kirschbaumi* se différencie de ceux, lisses, de tous les Gymnotiformes actuels, par son ornementation. Celle-ci est constituée de rides légèrement tuberculées, partant de la base du processus dorsal précédemment décrit et situées en position rayonnante à la surface de l'os. Ces rides s'arrêtent au quart externe de la distance entre le processus dorsal et le bord postérieur de l'os, délimitant ainsi une large bordure totalement lisse. Le long du bord antérieur de l'opercule, les rides sont droites, moins tuberculées donc plus lisses et ininterrompues jusqu'au bord postérieur. Cette partie correspond à la zone de superposition du préopercule. Aucune trace à la limite du sous-opercule ne semble visible.

L'opercule isolé RL 1596-5 (Fig. 2C) présente la même ornementation mais sa forme générale est légèrement différente. Plus étroit, le bord supérieur fait avec le bord antérieur un angle supérieur à 90°.

*Préopercule* (Fig. 5).- Préservé en empreinte également comme l'opercule, les limites (surtout la limite antérieure) du préopercule sont plus difficilement observables. Il est formé de deux branches dont les bords postérieur et inférieur forment entre eux un angle droit tandis que les bords antérieur et supérieur sont pratiquement alignés. La pointe supérieure de la branche verticale vient se placer sous le processus dorsal de l'opercule. Le canal préoperculaire n'est observable que dans la partie supérieure de la branche verticale. Il courait dans un tube large, recouvert par des ponts osseux comme chez les Gymnotiformes actuels. Seule la partie du canal située au-delà du pont osseux à l'extrémité supérieure du préopercule est visible sur l'holotype. Quelques rides rayonnantes sont observables sur la branche inférieure et sur la partie inférieure de la branche verticale. Elles n'atteignent pas le bord postéro-inférieur de l'opercule.

***Description du squelette postcrânien***

*La colonne vertébrale.* - Le nombre total de vertèbres est inconnu puisqu'aucun individu récolté n'est complet. Trente centra seulement ont pu être comptés sur le fragment le plus long (RL 1596-7) et correspondent tous à des vertèbres caudales. Chez les formes actuelles, le nombre total de vertèbres est souvent variable pour une espèce donnée. En effet, par suite des régénérations, il peut être inférieur à la normale et, par ailleurs, un poisson régénéré n'est pas toujours facile à détecter (voir le cas des *Gymnotus*). D'après nos observations, le nombre total des vertèbres peut ainsi varier de 75 (*Sternarchella*) à 255 (*Electrophorus*) (Tableau I).

Il semble cependant que, pour des comparaisons interspécifiques, le nombre de vertèbres précaudales soit plus significatif que le nombre total de vertèbres. Ainsi, les Apteronotia ont de 15 à 18 vertèbres précaudales, les Sternopygia (sauf *Sternopygus*) et les Rhamphichthyioidea, de 12 à 15 seulement, et les Gymnotoidea, qui présentent une plus forte variation à l'intérieur de leur groupe, de 29 à 41. Le rapport vertèbres précaudales/vertèbres caudales est plus difficile à utiliser dans la mesure où il est nécessaire de s'assurer de la non-régénération de l'animal considéré. Il semble néanmoins que ce rapport soit relativement constant chez les Apteronotia (de 0,170 chez un *Sternachorhynchus curvirostris* à 0,183 chez un *Sternachella mormyrus* non régénéré). Chez les Gymnotoidei non Gymnotoidea, le rapport est toujours inférieur à celui des Apteronotia puisque variant de 0,129 à 0,165 chez un animal non régénéré. Entre les trois familles, Sternopigydae, Hypopomidae et Rhamphichthyidae, il n'est pas possible de séparer les rapports. Parmi les Sternopygidae, le genre *Sternopygus* semble être à part avec un développement important (24-25) du nombre de vertèbres précaudales. Chez les Gymnotoidea, en revanche, les rapports diffèrent nettement, variant de 0,279 chez un *Gymnotus carapo* à 0,451 chez un *Gymnotus anguillaris*, tous deux non régénérés. Les Electrophoridae, réunis aux Gymnotidae par leur nombre similaire de vertèbres précaudales (24), s'en séparent nettement par leur rapport qui tombe à 0,094 en raison d'une très forte multiplication du nombre de vertèbres caudales.

Les vertèbres sont de type amphicoelique. Le corps vertébral est toujours plus long que haut (plus du double au niveau des dernières vertèbres caudales). Il présente une seule crête latérale longitudinale flanquée de deux dépressions supérieure et inférieure. Le canal rachidien court dans un tube osseux totalement fermé, pas (Fig. 6A) ou relativement très peu (Fig. 6B) fenestré. Un tel tube rachidien ne semble présent chez les Gymnotiformes actuels que chez les représentants de la famille des Sternopygidae et des Apteronotidae. Ce tube rachidien est formé de la fusion de l'arc neural avec une lame osseuse dermique (os de membrane *sensu* Patterson, 1977), originaire de la surface dorsale du centrum vertébral (Meunier et Kirschbaum, 1984: 137). Des pré- et postzygapophyses supérieures et inférieures devaient assurer une bonne tenue articulaire de l'ensemble lors de la nage avant-arrière réalisée uniquement par la nageoire anale.

Les hémi-épines neurales semblent toutes fusionnées à leur homologue, aussi antérieurement que l'on puisse les observer. La taille des épines neurales diminue très peu postérieurement. Les épines neurales sont droites ou à peine infléchies vers l'arrière comme chez les Gymnotiformes non Gymnotoidea (Mago-Leccia, 1978: fig. 16; La Hoz et Chardon, 1984: fig. 31) ce qui est une indication de corps aplati latéralement. En effet, chez les Gymnotoidea au corps cylindrique, les épines neurales sont coudées vers l'arrière aux deux tiers de leur longueur proximale.

Juste au-dessous de la partie antérieure de la nageoire anale (Fig. 7) s'observe un élément osseux en baguette, nettement plus large que les épines neurales présentes immédiatement en arrière. Cette baguette peut être comparée positivement aux os que Lundberg

Tableau I. - Nombre de vertèbres chez quelques Gymnotiformes actuels. NbC = nombre de vertèbres caudales (lorsque ce nombre est précédé du signe >, cela signifie que le compte a été effectué chez un animal régénéré); NbPc = nombre de vertèbres précaudales; NbPc/NbC = rapport entre le nombre de vertèbres précaudales et le nombre de vertèbres caudales. *[Total number of vertebrae in some living Gymnotiformes. NbC = number of caudal vertebrae (number preceded by > means that the specimen is a regenerated animal); NbPc = number of caudal vertebrae; NbPc/NbC = ratio between precaudal and caudal vertebrae number.]*

| Taxons | NbC | NbPc | NbC/NbPc |
|---|---|---|---|
| **Apteronotidae** | | | |
| *Sternarchorhynchus curvirostris* | 94 | 16 | 0,170 |
| *Sternarchorhynchus oxyrhynchus* | 89 | 16 | 0,180 |
| *Sternarchorhynchus mormyrus* | 91 | 18 | 0,198 |
| *Sternarchorhynchus mormyrus* | 93 | 17 | 0,183 |
| *Apteronotus hasemani* | > 79 | 15 | < 0,190 |
| *Apteronotus hasemani* | > 77 | 15 | < 0,195 |
| *Sternachella schotti* | > 75 | 15 | < 0,200 |
| **Sternopigidae** | | | |
| *Sternopygus macrurus* | > 75 | 20-26 | < 0,267-0,346 |
| *Eigenmannia lineata* | 80 | 13 | 0,163 |
| *Eigenmannia lineata* | 93 | 14 | 0,151 |
| *Rhabdolichops troscheli* | 91 | 12 | 0,132 |
| **Hypopomidae** | | | |
| *Hypopygus lepturus* | 89 | 13 | 0,146 |
| *Steatogenys elegans* | 93 | 12 | 0,129 |
| *Steatogenys duidae* | 77 | 12 | 0,156 |
| *Parupygus savannensis* | > 87 | 15 | < 0,172 |
| **Rhamphichthyidae** | | | |
| *Gymnorhamphichthys hypostomus* | 91 | 15 | 0,165 |
| **Gymnotidae** | | | |
| *Gymnotus anguillaris* | 91 | 41 | 0,451 |
| *Gymnotus anguillaris* | 91 | 33 | 0,363 |
| *Gymnotus anguillaris* | 98 | 37 | 0,378 |
| *Gymnotus anguillaris* | 88 | 36 | 0,409 |
| *Gymnotus carapo* | 89 | 29 | 0,326 |
| *Gymnotus carapo* | 79 | 29 | 0,367 |
| *Gymnotus carapo* | 101 | 41 | 0,406 |
| *Gymnotus carapo* | 105 | 31 | 0,295 |
| *Gymnotus carapo* | 111 | 31 | 0,279 |
| **Electrophoridae** | | | |
| *Electrophorus electricus* | 255 | 24 | 0,094 |

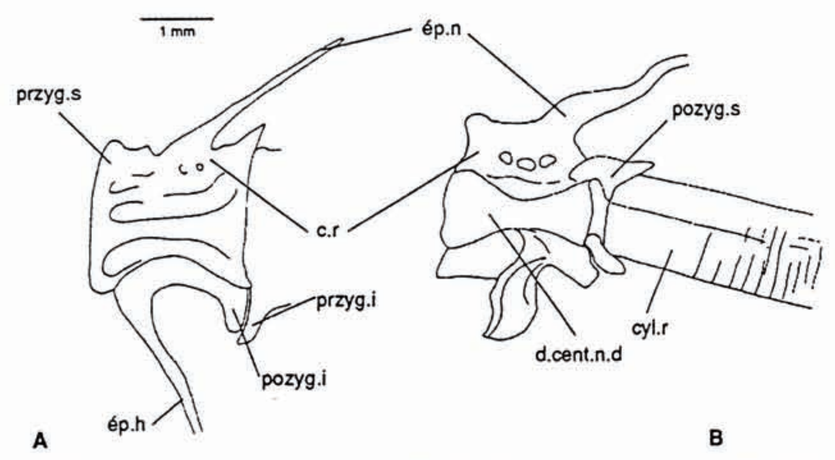



Fig. 6. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991. Vertèbres caudales de l'individu RL 1596-1. A. - Vertèbre caudale en position plus antérieure que B; B. - Dernière vertèbre caudale non détruite par blessure sur le vivant de l'animal. c.r = canal rachidien; cyl.r = cylindre régénéré; d.cent.n.d = dernier centrum non détruit; ép.h = épine hémale; ép.n = épine neurale; pozyg.i = postzygapophyse inférieure; pozyg.s = postzygapophyse supérieure; przyg.i = prézygapophyse inférieure; przyg.s = prézygapophyse supérieure. *[Caudal vertebrae of the specimen RL 1596-1. A. - Caudal vertebra anterior to B; B. - Posteriormost caudal vertebra not destroyed by injury on living animal. c.r = rachidian canal ; cyl.r = regenerated cylinder; d.cent.n.d = last centrum not destroyed; ép.h = hemal spine; ép.n = neural spine; pozyg.i = lower postzygapophyse; pozyg.s = upper postzygapophyse; przyg.i = lower prezygapophyse; przyg.s = upper prezygapophyse.]*

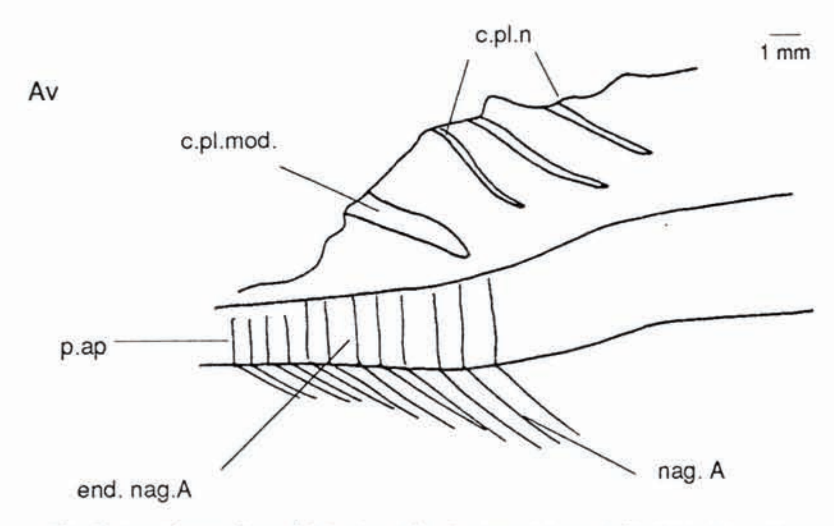



Fig. 7. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991. Partie antérieure de l'individu RL 1596-2 située à l'arrière de la tête (non préservée) et montrant une côte pleurale modifiée. Av = partie antérieure de l'animal; c.pl.mod = côte pleurale modifiée; c.pl.n = côte pleurale normale; end.nag.A = endosquelette de la nageoire anale; nag.A = nageoire anale; p.ap.= axonoste proximal anal antérieur. *[Anterior part of the specimen RL 1596-2 just behind the head (not preserved) and showing a rib-like bone. Av = anterior part of the animal; c.pl.mod = pleural-like rib; c.pl.n = normal pleural rib; end.nag.A = endoskeleton of the anal fin; nag.A = anal fin; p.ap = anterior anal proximal axonoste.]*

et Mago-Leccia (1986: 63) décrivent en cette même position comme étant des côtes pleurales modifiées ("rib-like bones"). Généralement deux, rarement trois, ces os fermement attachés aux deux premières épines hémales semblent effectivement correspondre à des côtes modifiées mais leur rôle exact est encore inconnu. La Hoz et Chardon (1984, fig. 31) interprétent ces os comme des "free anterior hemal spines". D'après Chardon (comm. pers.), chez un *Sternopygus* ou un *Eigenmannia* frais, ils sont disposés dans le septum médian comme des hémi-épines; leurs relations avec les radiaux sont semblables aussi à celles des hémi-épines. Quoi qu'il en soit de leur interprétation, d'après Lundberg et Mago-Leccia (1986), ces os sont présents chez tous les Gymnotiformes non Gymnotoidea.

*Les os intermusculaires* (Fig. 2A, 2B, 3, 8, 9). - Ils sont de quatre sortes comme chez tous les Gymnotiformes actuels (Mago-Leccia, 1978: 38) et très abondants; ce sont: les épineuraux, les épipleuraux, les myorhabdos et les épicentraux.

Les épineuraux sont relativement longs puisqu'ils correspondent à environ la longueur de cinq centra, très fins à leur partie médiane et très fortement multiramés antérieurement et postérieurement (Fig. 8). Ils disparaissent au niveau de la cassure de la partie caudale régénérée. Ils s'appuient sur les arcs neuraux précédemment décrits.

Les épipleuraux apparaissent plus simples que les épineuraux car moins ramifiés à leur partie postérieure (Fig. 3). Comme les épineuraux, ils restent à égale distance de la colonne vertébrale. Comme eux également, ils ne sont pas régénérés avec la partie caudale (Meunier et Gayet, 1991).

Les myorhabdos sont des ossifications allongées libres qui se développent dans les myoseptes latéraux dorsaux et ventraux. Les myorhabdos ont été appelés "subépipleuraux" ou "subépineuraux" chez certains Murenidae (Takay, 1959) et chez le Congridae primitif *Arrago* (Asano, 1962), "mécostes" chez certains Clupeidae (Chabanaud, 1942), "arêtes infrapleurales" chez les Rhynchodercetidae (Taverne, 1987). Chez les Anguilles, ils sont parfois présents et limités alors à la partie moyenne du corps (Blot, 1978). Chez les Gymnotiformes, Mago-Leccia (1978: 38) les a décrits chez *Eigenmannia virescens,* mais les considère comme étant peu nombreux et limités à la partie postérieure du crâne (donc des myorhabdos dorsaux uniquement). Des myorhabdos dorsaux et/ou ventraux sont, en fait, présents chez tous les Gymnotiformes observés (obs. pers) et ne sont pas limités à la région postérieure du crâne. En revanche, aucun myorhabdos, épipleural et épineural, n'est présent chez les Siluriformes.




Fig. 8. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991. Epineural multiramé situé au niveau de la nageoire adipeuse. Av = partie antérieure de l'animal. *[Multiramed epineural situated at the adipose fin level. Av = anterior part of the animal.]*

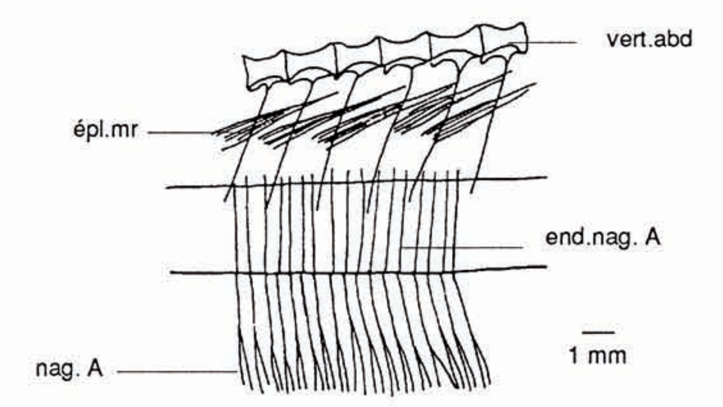



Fig. 9. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991. Schéma montrant les rapports des lépidotriches de la nageoire anale avec son endosquelette et les épines hémales. end.nag.A = endosquelette de la nageoire anale; épl.mr = épipleuraux multiramés; nag.A = nageoire anale; vert.abd = vertèbres abdominales. *[Drawing of the relation between the lepidotrichia of the anal fin, the endoskeleton and the hemal spine. end.nag.A = endoskeleton of the anal fin; épl.mr = multiramified epipleurals; nag.A = anal fin; vert.abd = abdominal vertebrae.]*

Chez *Ellisella kirschbaumi,* les myorhabdos dorsaux sont présents sur toute la longueur du dos et ne disparaissent qu'au niveau de la cassure de la région caudale (Fig. 3). Des myorhabdos ventraux sont présents tout le long de la nageoire anale non régénérée, à l'extrémité distale des épines hémales, juste avant l'extrémité proximale des ptérygiophores anaux. Pas plus que les os intermusculaires précédents, ces myorhabdos ne sont régénérés. Les épicentraux (Fig. 3) sont simples, non ramifiés, fixés latéralement à chaque centrum et dirigés vers l'avant. Ils disparaissent à la ligne de cassure en même temps que les centra et ne sont pas régénérés.

*Les nageoires impaires.* - Comme chez tous les Gymnotiformes, on note l'absence d'une nageoire dorsale soutenue par des éléments squelettiques.

La nageoire adipeuse (Fig. 2A, 3). - *Ellisella* se caractérise, en revanche, contrairement à toutes les formes actuelles, par la présence d'une nageoire adipeuse. Celle-ci est observable chez l'individu RL 1596-1. Sa longueur correspond à celle de 18 centra environ et sa hauteur maximale située à mi-longueur représente un peu plus de la moitié de la longueur des épines neurales à ce niveau. Elle se termine à une distance égale à deux vertèbres environ avant la cassure subcaudale et donc avant la partie régénérée du fossile. Les myorhabdos dorsaux précédemment décrits se situent à la limite de la zone des myoseptes, juste en dessous de la nageoire adipeuse, et se poursuivent jusqu'à l'extrémité de cette dernière.

Si aucun Gymnote actuel ne possède de nageoire adipeuse, il faut cependant tenir compte de certains Apteronotidae comme *Sternarchus* qui présentent dorsalement, en lieu et place de la nageoire adipeuse d'*Ellisella,* un filament adipeux qui se détache facilement de la région dorsale du corps, particularité souvent représentée sur les dessins des auteurs (Ellis, 1913; Mago-Leccia *et al.*, 1985: fig. 18 d'après Sachs, 1879; *inter alia*).

La nageoire anale. - A l'image de celle de tous les Gymnotiformes actuels, la nageoire anale d'*Ellisella* est extrêmement longue. Elle débute à l'avant de la ceinture scapulaire donc en position antérieure aux nageoires pectorales (non préservées chez aucun

des spécimens fossiles). L'anus devait se situer, de ce fait, en position très antérieure (sous l'opercule) comme chez les Gymnotiformes actuels pour lesquels cette position, toujours antérieure, varie cependant légèrement selon les genres. Son extrémité postérieure est inconnue puisque le seul spécimen présentant la partie caudale a été brisé avant l'extrémité postérieure de la nageoire anale, puis régénéré (Meunier et Gayet, 1991). Sur la plus grande portion de nageoire anale préservée, correspondant à 30 vertèbres de l'animal (RL 1596-7), il est possible de compter 115 lépidotriches.

Les ptérygiophores sont constitués d'un radial proximal sur lequel s'articule directement le lépidotriche. Le radial distal est présent mais ne participe pas directement à l'articulation comme cela avait déjà été observé chez différents Gymnotiformes comme *Eigenmannia* (Mago-Leccia, 1978: fig. 16) ou *Sternopygus* (Fink et Fink, 1981: fig. 22C; La Hoz et Chardon, 1984: fig. 31). Chez *Ellisella*, ces axonostes distaux sont très réduits. Il y a généralement trois axonostes proximaux s'insérant entre les extrémités distales des épines hémales, parfois deux ou quatre. Chez *Eigenmania*, ce nombre varie entre trois et cinq (Mago-Leccia, 1978: 39). Antérieurement, les premiers axonostes proximaux situés en avant de la ceinture scapulaire ont une taille très réduite (moins de la moitié de celle des radiaux situés à mi-longueur environ de la nageoire anale) (Fig. 7). En fait, les axonostes proximaux sont de taille quasi constante dès le 15$^{e}$ environ. Les plus postérieurs, y compris ceux qui sont régénérés, diminuent très peu de taille, ce qui est également vrai pour les lépidotriches.

Chaque lépidotriche, dont la longueur est légèrement supérieure à celle des ptérygiophores correspondants, est articulé peu après la moitié de sa longueur, puis presque immédiatement bifurqué. Une seule dichotomie est observable sur tous les lépidotriches anaux. Chez tous les Gymnotoidei actuels, au moins deux dichotomies sont présentes. Meunier et Gayet (1991) ont noté la réduction du nombre de dichotomies entre les rayons normaux et ceux qui sont régénérés et ce, aussi bien chez les actuels (2-1) que chez le fossile (1-0); les lépidotriches régénérés d'*Ellisella* sont, en effet, simples à leur extrémité.

***Régénération***

Parmi les individus récoltés, l'un d'entre eux montre des traces indiscutables de régénération de la partie postérieure du corps (Fig. 2A, 3, 10). Ce phénomène a été longuement décrit et discuté (Meunier et Gayet, 1991) et ne sera reconsidéré ici que lors de l'étude phylogénétique d'*Ellisella*.

## ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE

### ESSAI D'ANALYSE DES CARACTÈRES DES GYMNOTIFORMES ACTUELS (Fig. 11A, B)

Si des classifications des Gymnotiformes ont été faites par Regan (1911), Ellis (1913) ou Chardon et La Hoz (1974), les relations phylogénétiques des différentes familles de cet ordre entre elles, ont été très peu étudiées. Mago-Leccia (1978) approche, par une analyse cladistique (mais fondée en partie sur des caractères plésiomorphes), les relations phylogénétiques des seuls Sternopygidae. Fink et Fink (1981) qui traitent du problème des relations phylogénétiques des Gymnotiformes au sein des Ostariophysi, s'intéressent à *Sternopygus* qu'ils considèrent comme le Gymnote le plus primitif bien que ne représentant pas le groupe-frère de l'ensemble (p. 309); analysant les caractères donnés par Korringa (1970) et par Mago-Leccia (1978), ils replacent phylogénétiquement les différents genres

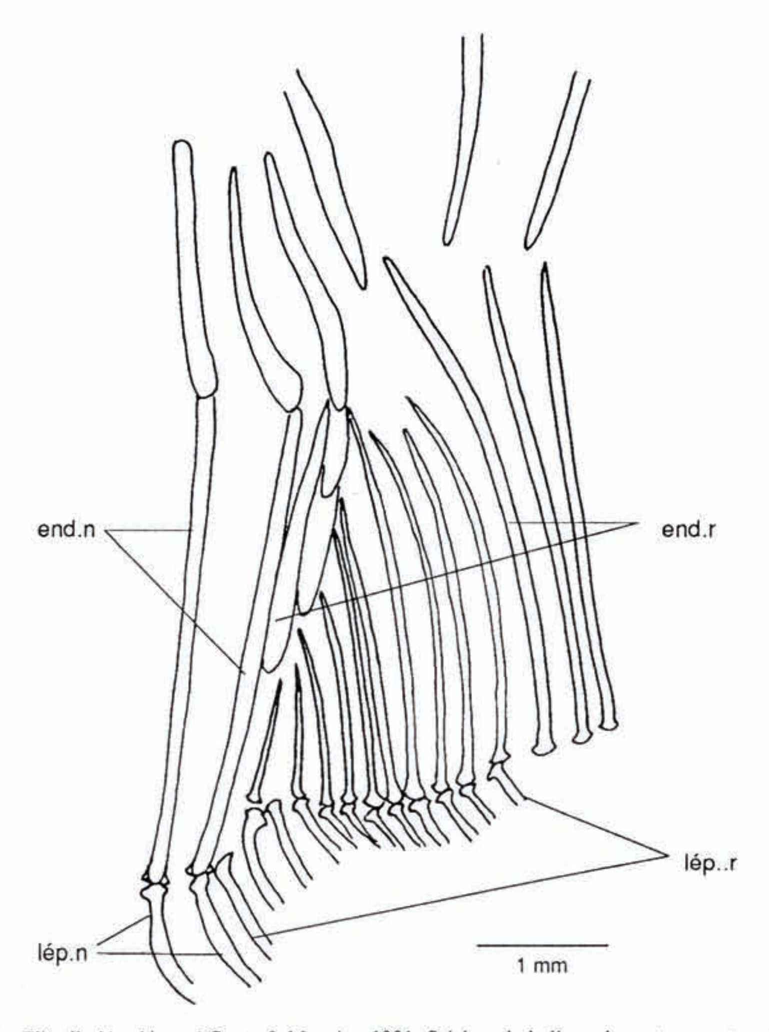



Fig. 10. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991. Schéma de la ligne de rupture montrant le contact entre, à gauche, la partie postérieure de la nageoire anale et de son endosquelette non modifiés et, à droite, la partie la plus antérieure de la zone régénérée (individu RL 1596-1). end.n = endosquelette anal normal; end.r = endosquelette anal régénéré; lép.n = lépidotriche anal normal; lép.r = lépidotriche anal régénéré. *[Drawing of the broken line showing the contact between the posterior part of the normal anal fin and its normal endoskeleton on the left, and the anteriormost part of the regenerated zone on the right; end.n = normal anal endoskeleton; end.r = regenerated anal endoskeleton; lép.n = normal anal lepidotrichium; lép.r = regenerated anal lepidotrichium.]*

de la famille des Sternopygidae entre eux. C'est la même analyse que font Lundberg et Mago-Leccia (1986) avec les représentants de cette famille.

Dans le présent travail nous avons repris et vérifié les caractères anatomiques observés par les différents auteurs de Regan (1911) à Lundberg et Mago-Leccia (1986) [Ellis (1913); Chardon et La Hoz (1973, 1974); Mago-Leccia (1978); Fink et Fink (1981); La Hoz

et Chardon (1984); Liem *et al.* (1984)], ainsi que les articles traitant de la régénération des Gymnotiformes [voir Meunier et Gayet (1991) pour une bibliographie exhaustive].

Fink et Fink (1981) ont défini les Gymnotiformes (= Gymnotoidei des auteurs) par 11 synapomorphies qui sont :

**(1) "The palatine ossification is absent and the palatine cartilage has a flexure which permits mobility of the palatine cartilage"** (caractère 23, p. 319). Une ossification palatine serait présente chez les autres Ostariophysi ainsi que chez les Téléostéens primitifs. En fait, La Hoz et Chardon (1974: 23, 24) signalent la présence d'une ossification légère et inconstante chez *Sternopygus* et chez *Gymnotus*. Arratia et Schultze (1991) figurent également une ossification du palatin chez *Hypopomus brevirostris*. Cette tendance à l'ossification, non notée par Fink et Fink, peut être considérée soit comme une réapparition au niveau des Gymnotoidei (elle est toujours absente chez les Apteronotoidei), soit comme le maintien du caractère ancestral présent chez tous les Ostariophysi. D'après Chardon (comm. pers.), cette ossification tardive pourrait également être considérée comme un caractère d'intérêt fonctionnel chez les poissons plus âgés. En tout état de cause, ce caractère tel que défini par Fink et Fink, est admis comme synapomorphie des Gymnotes.

**(2) "The claustrum is absent as a separate ossified element"** (caractère 67, p. 327); cet os est présent chez tous les autres Ostariophysi.

**(3) "Both the anterior and the posterior part of Baudelot's ligament attach to the cleithrum"** (caractère 99, p. 335). **"Attachment to the supracleithrum present in the primitive *Sternopygus* is absent in many more specialized gymnotoidei"** alors qu'elles constituent une attache unique (supracleithrum) chez les autres Ostariophysi et chez la plupart des Téléostéens inférieurs.

**(4) "The pelvic girdle and fins are absent"** (caractère 103, p. 335), toutes deux présentes chez tous les Ostariophysi.

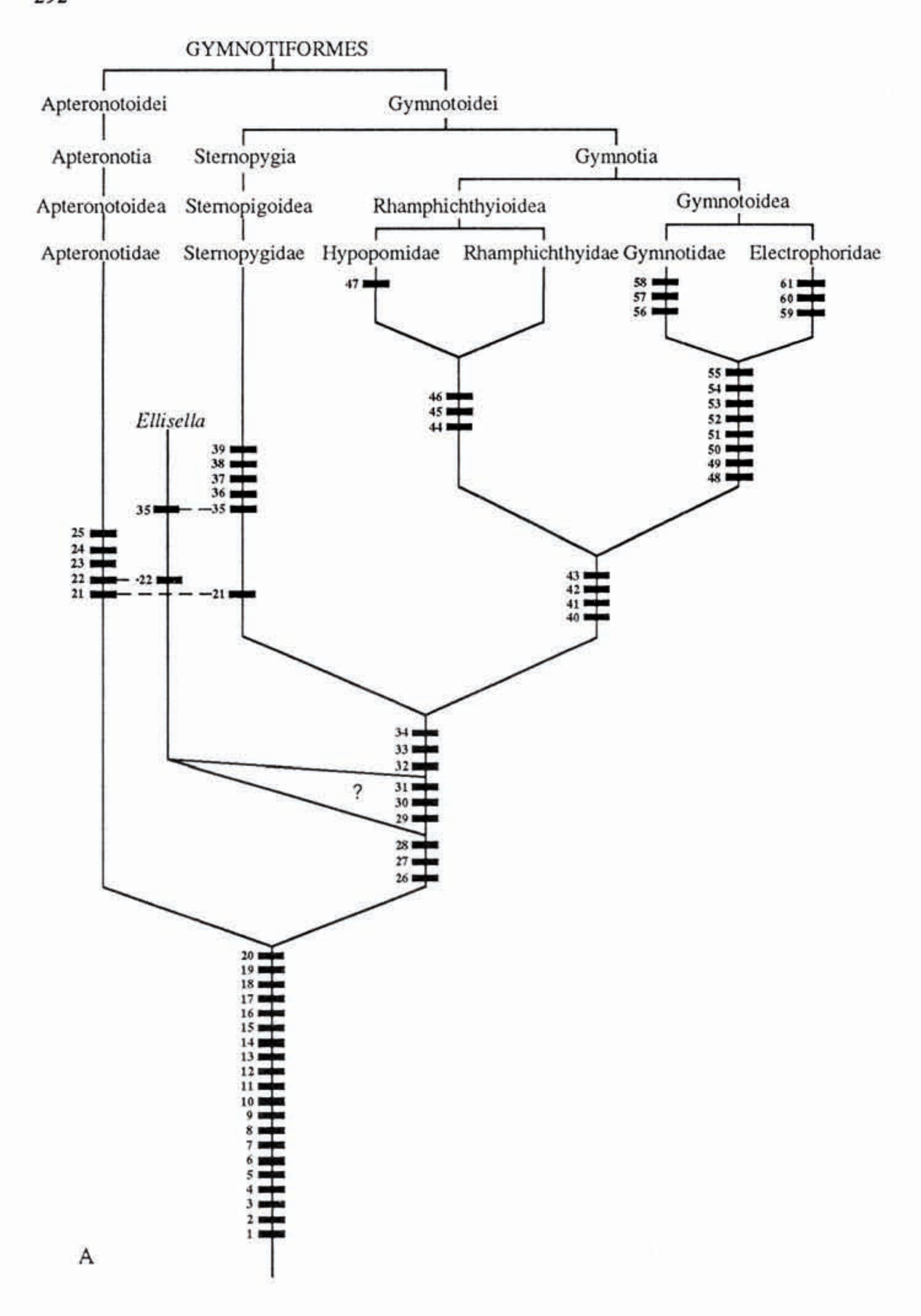
**(5) "The dorsal fin is absent"** (caractère 104, p. 335); elle est présente chez tous les Ostariophysi.

**(6) "The anal fin is elongate, extending along nearly the entire ventral margin of the body"** (caractère 105, p. 335); elle est beaucoup plus courte (moins de la moitié de la longueur du bord ventral) chez la plupart des autres Téléostéens.

Fink et Fink (1981: 342) donnent également le caractère suivant: **"the anus is located well anterior on the body, ventral or anterior to the pectoral-fin origin"** (caractère 122, p. 342). En fait, ce caractère est lié au développement antérieur de la nageoire anale; nous considérons, par conséquent, qu'il s'agit d'un même et seul caractère.

**(7) "The anal fin-rays articulate directly with the proximal radials and the distal radials are reduced"** (caractère 107, p. 338). Chez les autres Ostariophysi, les axonostes distaux plus développés participent directement à l'articulation. Il faut, au sujet de ce caractère, noter un fait curieux; chez un Gymnotiforme normal, c'est-à-dire non régénéré, l'axonoste distal est situé comme décrit précédemment en dehors de l'articulation axonoste proximal/lépidotriche; chez un animal régénéré l'axonoste distal va se développer entre l'axonoste proximal et le lépidotriche et connaître une extension plus importante.

**(8) "The caudal support skeleton is consolidated into a single element and the caudal fin is greatly reduced in size or absent"** (caractère 109, p. 339). En effet, d'après Kirschbaum et Denizot (1975) tous les Gymnotiformes juvéniles possèderaient une nageoire caudale, simple repli tégumentaire soutenu par des actinotriches. Nous définirons donc ce caractère comme "squelette caudal axial et nageoire caudale réduite chez les adultes" ;


GYMNOTIFORMES
Apteronotoidei
Gymnotoidei
Apteronotia
Sternopygia
Gymnotia
Apteronotoidea
Sternopigoidea
Rhamphichthyioidea
Gymnotoidea
Apteronotidae
Sternopygidae
Hypopomidae
Rhamphichthyidae
Gymnotidae
Electrophoridae
Ellisella
?
A

| | |
|---|---|
| Gymnotiformes | (1) 'palatine ossification absent, mobility of palatine cartilage'<br>(2) 'claustrum absent as separate ossified element'<br>(3) 'both parts of Baudelot's ligament attached to cleithrum'<br>(4) 'pelvic girdle and fins absent'<br>(5) 'dorsal fin absent'<br>(6) 'anal fin elongated, anus located well anterior to the body'<br>(7) 'directed articulation anal fin-rays-proximal radials'<br>(8) 'caudal support and caudal fin reduced or absent'<br>(9) 'electrogenic fishes'<br>(10) haut potentiel de régénération partie postérieure du corps<br>(11) présence de quatre sortes d'os intramusculaires<br>(12) épipleuraux multiramés en balais à leurs deux extrémités<br>(13) corps aplati latéralement<br>(14) Allongement caudal; multiplication nombre de vertèbres<br>(15) présence de côtes pleurales modifiées<br>(16) canal rachidien fermé, peu ou pas fenestré<br>(17) disparition de l'ectoptérygoïde<br>(18) tendance à l'ossification du ligament métaptérygoïdien<br>(19) organes électriques myogéniques |
| Apteronotoidei | (20) décharges électriques de type "wave"<br>(21) lépidotriches non régénérés peu ou pas dichotomisés<br>(22) organes électriques neurogéniques chez les adultes<br>(23) angulaire allongé et condyle du carré dirigé vers le bas<br>(24) * partie proximale de l'hyomandibulaire étroite et haute |
| Gymnotoidei | (25) perte de la nageoire caudale chez les adultes<br>(26) remplacement hypuro-opistural par baguette cartilagino-osseuse<br>(27) régénération partie détruite en vraie longueur<br>(28) * partie proximale de l'hyomandibulaire large<br>(29) angulaire court et condyle du carré dirigé en position antérieure<br>(30) réduction du nombre de postcleithra<br>(31) possibilité de régénération des os intramusculaires<br>(32) tendance à l'ouverture du canal rachidien<br>(33) perte de la nageoire adipeuse |
| Sternopygia | (34) ossification anisodiamétrique et destruction du cartilage du cylindre caudal<br>(35) élargissement en hauteur des os infraorbitaux<br>(36) présence de dents entoptérygoïdiennes<br>(37) dents de la mâchoire fines et villiformes<br>(38) ossification totale du processus métaptérygoïdien |
| Gymnotia | (39) diminution des dents de la mâchoire en une seule rangée<br>(40) ouverture complète du canal rachidien de toutes les vertèbres<br>(41) disparition du mésocoracoïde<br>(42) régénération des épines hémales |
| Rhamphichthyyoidea | (43) absence de narines antérieures tubulaires<br>(44) perte des dents aux mâchoires<br>(45) ossification périchondrale isodiamétrique du cylindre caudal |
| Hypopomidae | (46) prémaxillaire très mobile |
| Gymnotoidea | (47) réduction du maxillaire<br>(48) disparition de la fontanelle antérieure<br>(49) augmentation du nombre de vertèbres précaudales<br>(50) apparition d'un corps cylindrique<br>(51) disparition des côtes pleurales modifiées<br>(52) allongement de la bouche<br>(53) réduction du cleithrum<br>(54) perte du lacrymal |
| Gymnotidae | (55) régénération des épines neurales<br>(56) apparition forme carrée de l'opercule<br>(57) capacité respiratoire particulière |
| Electrophoridae | (58) perte des écailles<br>(59) réduction du nombre de myorhabdos<br>(60) présence d'organes électriques spécialisés de trois sortes |

B

Fig. 11. - A. - Cladogramme des relations phylogénétiques des Gymnotiformes actuels et fossiles; B. - Liste des caractères indiqués sur le cladogramme, replacés en fonction des divisions systématiques. *[A. - Cladogramme showing the phylogenetical relationships of living and fossil Gymnotiformes; B. - List of the characters on the cladogramme placed in their systematics divisions.]*

**(9) "(They) are electrogenic"** (caractère 121, p. 342), bien que certains Mormyridae ainsi que le Siluriforme *Malapterurus* (Fink et Fink, 1981) aient développé parallèlement ce caractère.

Il convient d'ajouter à ces caractères définis par Fink et Fink les synapomorphies suivantes:

**(10) Un haut potentiel de régénération de toute la partie postérieure du corps.** Un tel phénomène de régénération a pu être observé chez certains Mormyriformes Gymnarchidae (Meunier et Kirschbaum, 1979) et, dans une moindre mesure, Mormyridae (Kirschbaum et Meunier, 1981). Il est très probablement lié, d'une part, à la simplification du squelette caudal et, d'autre part, à la présence d'une abondante innervation en liaison avec le grand développement d'organes électrogènes dans la région postérieure de l'animal. La simplification du squelette caudal en une plaque unique comme chez les Apteronotidae ou en un cylindre cartilagino-osseux comme chez les autres Gymnotiformes n'est cependant pas suffisant pour expliquer un tel potentiel de régénération. Aucun pouvoir de régénération n'est présent chez les autres Ostariophysi. Dans son état plésiomorphe, ce caractère ne permet pas la régénération de la nageoire anale ou de façon très limitée, ni du segment vertébral enlevé (Kirschbaum et Meunier, 1988); c'est l'état que nous retrouverons chez les Apteronotidae.

**(11) La présence d'os intramusculaires de quatre sortes (épipleuraux, épineuraux, épicentraux et myorhabdos), en grand nombre et sur toute la longueur du corps.** Seuls, les Gymnotiformes présentent (au sein des Ostariophysi) des os intramusculaires aussi variés et en aussi grand nombre. En dehors des Ostariophysi, les Clupéiformes et les Anguilliformes sont également caractérisés par un grand nombre d'os intramusculaires variés. On note une absence totale d'os intramusculaires chez les Siluriformes. Chez les Characiformes, épipleuraux et épineuraux sont toujours présents, observés chez *Hoplias, Hemiodopsis, Astyanax, Leporinus* et *Copella,* mais les myorhabdos sont absents. Les myorhabdos sont présents chez les Anguilles (Asano, 1962; Blot, 1978) et chez certains Muraenidae (Takay, 1959). Ils ne sont pas liés à un allongement du corps, comme pourrait le suggérer leur présence chez ces deux groupes, puisqu'on les retrouve également chez les Clupéiformes (Chabanaud, 1942).

**(12) Des épipleuraux multiramés (en balais) à leurs deux extrémités.** Chez les autres Ostariophysi, quand ils sont présents (ils sont absents chez les Siluriformes), ils sont simples ou généralement biramés à leur extrémité antérieure. Chez *Hoplias* (Characiformes), l'extrémité antérieure est bifide et l'extrémité postérieure est multiramée.

**(13) Un corps aplati latéralement.** Certains Characiformes présentent un corps fortement aplati latéralement mais aucun d'entre eux n'a cet aspect "anguilliforme." La forme du corps des Siluriformes suit, quant à elle, l'aplatissement dorso-ventral de leur crâne.

**(14) Un allongement caudal important et une multiplication du nombre de vertèbres.** Tous les gymnotiformes présentent un allongement caudal par multiplication du nombre de vertèbres, caractère que l'on ne retrouve pas chez les autres Ostariophysi à l'exception de quelques Siluriformes spécialisés comme les Plotosidae, mais chez qui il est cependant moins développé. Ce caractère est donc considéré comme une synapomorphie des Gymnotiformes, apparue parallèlement chez quelques Siluriformes.

**(15) La présence de côtes pleurales modifiées** (= épines hémales antérieures libres). Aucune autre modification identique n'est présente chez d'autres Ostariophysi. Lundberg et Mago-Leccia (1986) considèrent cette présence comme une synapomorphie des

Apteronotia + Sternopygoidei (selon les auteurs), c'est-à-dire, ici, des Apteronotia, des Sternopigoidea et des Rhamphichthyoidea. Ce caractère serait donc absent seulement chez les Gymnotoidea. Nous préférons, ce qui est plus parcimonieux, le considérer comme étant présent chez les représentants du groupe ancestral des Gymnotiformes; sa disparition correspondrait alors à une synapomorphie des Gymnotoidea (voir caractère 52).

**(16) Un canal rachidien fermé, peu ou pas fenestré.** Le canal rachidien est fermé chez les Apteronotoidei et en partie chez les Sternopygia (au niveau des vertèbres caudales seulement). Chez les Gymnotia, le canal rachidien est ouvert. Chez les autres Ostariophysi et principalement les Siluriformes et les Characiformes, le canal rachidien est ouvert. Le caractère "canal rachidien ouvert" semble donc être une plésiomorphie. Il y aurait alors apparition d'une fermeture totale chez les Apteronotia et incomplète chez les Sternopygia. Une solution plus parcimonieuse consiste à considérer le caractère "canal rachidien fermé" comme synapomorphie des Gymnotiformes, plutôt que de le faire apparaître deux fois.

**(17) La disparition de l'ectoptérygoïde.** L'ectoptérygoïde est présent chez tous les Ostariophysi bien que réduit chez les Siluriformes (Fink et Fink, 1981; Arratia, 1992). Seuls les Gymnotiformes au sein des Ostariophysi perdent cet os.

Observant l'absence de nageoire adipeuse chez des Gonorhynchiformes, des Cypriniformes et chez les Gymnotes, Fink et Fink (1981) émettent l'hypothèse d'une disparition multiple de cette nageoire au sein des Ostariophysi. Cependant, contrairement à ces auteurs, nous considérons que le filament adipeux des Apteronotidae correspond à une nageoire adipeuse modifiée et *Ellisella* possède une nageoire adipeuse bien développée. Nous considérons, par conséquent, au sein des Gymnotiformes, le caractère "disparition de la nageoire adipeuse" comme une synapomorphie des Gymnotoidei (voir caractère 34).

**(18) La tendance à l'ossification du ligament métaptérygoïdien.** D'après Fink et Fink (1981: 320), "the mesopterygoid has a vertical strut which usually articulates with the orbitosphenoid". Selon ces auteurs, un tel processus n'existe pas chez d'autres Ostariophysi ni chez les Téléostéens primitifs. En fait, un processus, comparable quant à sa morphologie, réunit la région palato-carrée au crâne chez le Téléostéen non-acanthoptérygien *Pharmacichthys* et chez des Carangidae (Gayet, 1980). Ce processus d'origine, soit ectoptérygoïdienne, soit métaptérygoïdienne, est alors articulé avec l'ethmoïde latéral et non l'orbitosphénoïde et son caractère morpho-fonctionnel n'est pas défini. Par ailleurs, contrairement à l'affirmation de Fink et Fink, un ligament existe chez d'autres Ostariophysi mais, à l'inverse de celui des Gymnotiformes, il n'est jamais ossifié. Ce n'est donc pas la "présence" d'un processus de l'entoptérygoïde qu'il faut considérer mais son "ossification et son développement". Enfin, ce processus dorsal, partiellement ossifié (Chardon et La Hoz, 1973), est réduit chez les Apteronotoidei, chez certains Hypopomidae comme *Hypopomus brevirostris,* chez les Gymnotidae (Arratia et Schultze, 1991: fig. 26A et B) et absent chez les Electrophoridae. Il n'est finalement présent - ossifié dans sa totalité - que chez les Sternopygidae et constitue, de ce fait, une synapomorphie des taxons de cette famille (voir caractère 39). C'est pourquoi, au niveau des Gymnotiformes, nous considérons ce caractère comme une "tendance à l'ossification du ligament métaptérygoïdien".

**19) Des organes électriques de type myogénique.** Chez les Mormyres comme chez les Gymnotoidei, les organes électriques sont myogéniques (Kirschbaum, 1977, 1981; Srivastava et Szabo, 1972; Kirschbaum et Meunier, 1988). Chez *Malapterurus electricus* (Siluriformes) l'origine de l'organe électrique, longtemps sujette à discussion, est maintenant considérée comme myogénique (Johnels, 1956; Bennett, 1971). Il faut cependant noter que sa structure chez l'adulte est différente de celle des Gymnotes. L'étude ontogénétique chez les représentants des Apteronotidae montre un début de développement myogénique

qui disparaît très vite; l'organe qui se développe ensuite est d'origine neurogénique (Kirschbaum, 1983).

**(20) Des décharges électriques de type "pulse".** Les décharges électriques produites peuvent être classées en deux types principaux: le type "wave" et le type "pulse". Hopkins et Heiligenberg (1978) (*in* Gomes *et al.*, 1993), sur la base d'arguments physiologiques, considèrent que les décharges électriques de type "wave" sont dérivées de "pulse-like muscular spikes". Le type "pulse" est présent chez les Hypopomidae (observé chez *Hypopomus, Hypopygus* et *Steatogenys*), chez les Rhamphichthyidae (*Rhamphichthys*), les Gymnotidae et les Electrophoridae.

Les Apteronotoidei (une seule famille, les Apteronotidae) se séparent de toutes les autres familles sur la base des caractères suivants:

**(21) Décharges électriques de type "wave".** Le type "wave", considéré comme dérivé du type "pulse" (voir caractère 20), est présent chez tous les Apteronotidae. Il semble être apparu parallèlement chez les Sternopygidae. Si l'hypothèse de Hopkins et Heiligenberg (1978) est correcte, il est alors nécessaire de faire apparaître deux fois le caractère type "wave".

**(22) Lépidotriches normaux (non régénérés) peu ou pas dichotomisés.** Chez les Apteronotoidei, les lépidotriches antérieurs présentent une seule dichotomie alors que les 15-20 postérieurs sont simples. Chez les autres Ostariophysi comme chez tous les autres Gymnotiformes, les lépidotriches présentent plusieurs dichotomies, d'autant plus que l'animal est plus âgé (les lépidotriches régénérés chez les Gymnotiformes sont cependant toujours moins ramifiés que les normaux, quelle que soit la taille de l'animal). Dans la mesure où tous les Ostariophysi présentent des lépidotriches à plusieurs dichotomies, cette multidichotomie apparaît donc comme un caractère plésiomorphe pour les Gymnotiformes et la réduction du nombre de dichotomies comme apomorphe pour les Apteronotia. Cependant, nous verrons ci-après qu'*Ellisella*, qui n'est pas un Apteronotoidei, possède des lépidotriches anaux normaux (non régénérés) ne présentant qu'une seule dichotomie, ce qui nous obligera à faire apparaître le caractère "réduction du nombre de dichotomies" deux fois.

**(23) Organes électriques neurogéniques chez les adultes.** Tous les Apteronotidae adultes (et eux seuls) possèdent des organes neurogéniques alors qu'ils sont myogéniques chez les Gymnotoidei (Kirschbaum et Meunier, 1988). Des organes myogéniques sont apparus parallèlement chez les Mormyres et chez *Malapterurus* (Siluriformes).

**(24) Angulaire allongé et condyle du carré dirigé vers le bas** alors qu'ils sont respectivement court et en position antérieure chez les Gymnotoidei (Chardon et La Hoz, 1984; Mago-Leccia *et al.*, 1985; Arratia, 1992). Chez les autres Ostariophysi, le condyle est situé en position antérieure mais l'angulaire n'est court que chez *Chanos*, les Characiformes et chez certains Siluriformes (Géry, 1962; Arratia, 1992). Chez les Gonorhynchoidei (Gayet, 1993) et les Cypriniformes (Arratia, 1992; Howes, 1980), l'angulaire apparaît souvent très long. Il est donc probable que le caractère plésiomorphe au sein des Gymnotiformes devait être "angulaire court et condyle du carré dirigé vers l'avant". Ce caractère est donc une apomorphie des Apteronotoidei.

**(25) Partie proximale de l'hyomandibulaire étroite et haute** chez tous les Apteronotidae alors qu'elle est large à très large chez les Gymnotoidei (Chardon et La Hoz, 1984). Si ce caractère permet effectivement de différencier, parmi les Gymnotiformes, les Apteronotia des Gymnotia, nous n'en connaissons pas la polarité; il semble apparaître de façon variée chez les Ostariophysi au sein même de chaque ordre. Nous le mentionnons

néanmoins ici car il renforce la séparation entre ces deux groupes. Il sera signalé sur le cladogramme par un *.

Les Gymnotoidei se définissent par:

**(26) La perte de la nageoire caudale chez les adultes** (voir caractère 8), nageoire encore présente chez les Apteronotoidei.

**(27) Le remplacement de l'hypuro-opistural (Meunier et Kirschbaum, 1984), plat, par une baguette cartilagino-osseuse allongée et étroite.** Cette baguette présente, à ce stade, une structure mixte chondro-osseuse avec un cartilage continu sur toute la longueur et une co-participation osseuse le plus souvent périchondrale avec des traces plus ou moins développées d'une ossification enchondrale. Chez les Sternopygia, cette ossification péri- et endochondrale sera complète (voir caractère 35).

**(28) Un potentiel de régénération permettant à l'animal de régénérer toute la partie détruite (moelle épinière, muscles, endosquelette, électrocytes, peau et, quand elles existent, les écailles) en vraie longueur,** différent et probablement plus puissant que celui des Apteronotoidei qui présentent le caractère plésiomorphe des Gymnotiformes. L'animal ne recommencera à grandir que lorsqu'il aura récupéré sa taille initiale avant destruction (Kirschbaum et Meunier, 1981) alors que les Apteronotoidei ne récupèrent jamais leur taille initiale. Ce potentiel permet également la néoformation de la nageoire anale (ptérygiophores et lépidotriches) que ne font pas les Apteronotoidei puisque leur endosquelette caudal régénère directement au niveau de la cassure et cela, quel que soit ce niveau (Kirschbaum et Meunier, 1988).

Trois autres caractères permettent également de différencier ces deux groupes (Chardon et La Hoz, 1974). Nous ne connaissons pas la polarité exacte de certains de ces caractères (29: voir caractère 25). Ce sont :

**(29) La partie proximale de l'hyomandibulaire large** (Chardon et La Hoz, 1984). Ce caractère comme le caractère 25 sera signalé sur le cladogramme par un *.

**(30) L'angulaire court et le condyle du carré dirigé en position antérieure** (Chardon et La Hoz, 1984).

**(31) La réduction du nombre de postcleithra**. Chez les Apteronotia on note la présence de trois postcleithra placés en série, comme chez les Characiformes, alors que chez les Sternopygia, à l'exception de *Sternopygus* qui a perdu ses trois postcleithra, un seul postcleithrum est présent offrant une forme unique (Lundberg et Mago-Leccia, 1986: 60). Une réduction du nombre de postcleithra est également observable au sein des Ostariophysi chez les Gonorhynchiformes (zéro), chez les Cypriniformes (un) et chez les Siluriformes (zéro). Fink et Fink (1981: 334) notent également la disparition de ces postcleithra chez certains Characiformes (mais qu'ils ne nomment pas). Il est évident que ce caractère est apparu parallèlement dans les différentes lignées d'Ostariophysi (mais aussi dans d'autres groupes). Néanmoins, au niveau des Gymnotiformes, cette disparition n'a lieu que chez les Gymnotoidei et présente de ce fait une valeur phylogénétique que l'on ne peut pas négliger.

**(32) La possibilité de régénération des os intramusculaires**. Ceux-ci apparaissaient légèrement modifiés par une plus grande simplicité et un certain désordre quant à leur disposition. Chez les Apteronotoidei, la partie détruite du corps ne se régénérant pas puisque la plaque caudale néoformée se situe à l'emplacement même de la blessure, il n'y a jamais régénération des os intramusculaires. Ce caractère correspond, à ce stade, *in part.* au caractère 28; il se dissociera cependant à des niveaux dichotomiques supérieurs (voir caractères 43, 56).

**(33) La tendance à l'ouverture du canal rachidien**. Le canal rachidien n'est effectivement pas totalement ouvert chez les Sternopygia. Chez ce groupe, l'ouverture est effective au niveau des vertèbres troncales seulement, alors que les vertèbres abdominales (chez un même individu) possèdent encore un canal rachidien fermé. Chez les Apteronotia, le canal rachidien est totalement fermé tout le long du corps. Chez les Gymnotia, toutes les vertèbres, troncales et abdominales, possèderont un canal rachidien ouvert (caractère 41).

**(34) La perte de la nageoire adipeuse** encore présente, bien que modifiée, chez les Apteronotoidei. La nageoire adipeuse a disparu chez les Gonorhynchiformes et les Cypriniformes, mais elle est présente chez les deux groupes-frères potentiels des Gymnotiformes : les Characiformes et les Siluriformes. En conséquence, le caractère "présence d'une nageoire adipeuse" doit être considéré comme plésiomorphe et la perte de cette nageoire comme une synapomorphie des Gymnotoidei, même si ce caractère est apparu parallèlement chez deux autres groupes des Ostariophysi.

Au sein des Gymnotoidei, les Sternopygia (une seule famille, les Sternopygidae) représentent le groupe-frère des Gymnotia (Rhamphichthyoidea + Gymnotoidea) et sont caractérisés par:

**(35) Une ossification anisodiamétrique essentiellement dorsale, avec destruction progressive du cartilage du cylindre caudal**. Ce caractère est présent chez *Eigenmannia* et *Rhabdolychops; Steatogenys,* quant à lui, présente un caractère incomplet de l'ossification avec maintien du cartilage. Cette ossification reste incomplète chez les Gymnotia (voir caractère 46) et chez les Rhamphichthyoidea où il y aura ossification isodiamétrique.

**(36) L'élargissement en hauteur des os de la série infraorbitaire** qui prennent, au moins pour les trois plus antérieurs, une forme "carrée" (Chardon et La Hoz, 1974: 22). Chez les autres Gymnotoidei, les os infraorbitaires sont limités à la portion osseuse entourant le canal sensoriel (Fink et Fink, 1981; Lundberg et Mago-Leccia, 1986).

**(37) La présence de dents entoptérygoïdiennes**. Ce caractère, présent chez les Téléostéens primitifs et, au sein des Ostariophysi, chez les Gonorhynchiformes, est considéré ici comme une réapparition. Les dents entoptérygoïdiennes sont absentes chez tous les autres Gymnotiformes.

**(38) Les dents de la mâchoire des Sternopygidae sont fines ou villiformes** par comparaison avec celles plus fortes des autres Gymnotiformes (Lundberg et Mago-Leccia, 1986). Les dents des Apteronotoidei, moins nombreuses, sur plusieurs rangées, représenteraient le caractère ancestral.

**(39) L'ossification totale du processus dorsal du mésoptérygoïde** (voir caractère 18).

Le genre *Sternopygus* considéré comme groupe-frère des autres Sternopygidae (Fink et Fink, 1981; Lundberg et Mago-Leccia, 1986), présente, lui seul, plusieurs caractères qui apparaissent parallèlement à d'autres niveaux des Gymnotiformes, chez certains Gymnotia. C'est le cas:

- de l'ossification légère et inconstante du palatin que l'on retrouve également chez un *Hypopomus* (Arratia et Schultze, 1991) et chez certains Gymnotidae (Chardon et La Hoz, 1973: 4);
- de l'augmentation du nombre de vertèbres précaudales (20-26) en relation probablement avec le fort développement de la chambre postérieure de la vessie natatoire, développement que l'on retrouve plus accentué chez les Gymnotoidea et particulièrement chez *Electrophorus* (Liem *et al.*, 1984).

Les Gymnotia (Rhamphichthyoidea + Gymnotoidea) se séparent sur la base des synapomorphies suivantes:

**(40) Diminution des dents des mâchoires limitées à une seule rangée.** Ce caractère se traduira par une perte totale chez les Rhamphichthyoidea. Les Apteronotia présentent le caractère ancestral avec plusieurs séries de dents aux mâchoires. Les Sternopygidae ont des dents villiformes.

**(41) Ouverture complète du canal rachidien de toutes les vertèbres.** Seul, le canal rachidien des vertèbres abdominales est ouvert chez les Sternopygia.

**(42) Disparition du mésocoracoïde.** Celui-ci est encore présent chez les Apteronotoidei, les Sternopygoidei ainsi que chez les Characiformes.

**(43) Tendance à la régénération des épines hémales.** En effet, chez les Sternopygia, les épines hémales ne sont jamais régénérées après ablation et restructuration de la partie postérieure du corps. Une telle régénération des épines hémales a pu être observée chez les Hypopomidae et chez les Gymnotidae. Aucun cas de régénération n'ayant pu être étudié chez les Electrophoridae (animaux dont la longueur totale peut atteindre environ 2 m), nous ne savons pas si ce caractère est présent ou non chez cette famille. Ce caractère ne semble pas encore acquis chez les Rhamphichthyidae.

Au sein des Gymnotia, les Rhamphichthyoidea vont se séparer des Gymnotoidea sur la base de trois synapomorphies:

**(44) L'absence de narines antérieures tubulaires** (Chardon et La Hoz, 1984).

**(45) La perte des dents aux mâchoires** (*ibid.*).

**(46) L'ossification périchondrale "isodiamétrique" avec maintien du cartilage.** Chez les Hypopomidae, *Steatogenys, Hypopygus* et *Hypopomus,* mais aussi chez le Rhamphichthyidae *Rhamphichthys*, la baguette terminale (postvertébrale) est constituée d'un cartilage cylindrique entouré d'un manchon osseux périchondral (il y a contact de l'os avec le cartilage mais ce dernier n'est pas détruit). Aucune observation n'a cependant pu être faite chez *Gymnorhamphichthys* et ce caractère est supposé présent, identique à celui de *Rhamphichthys.*

Les Rhamphichthyoidea se composent de deux familles: les Hypopomidae et les Rhamphichthyidae.

Les Hypopomidae présentent une synapomorphie que ne possèdent pas les Rhamphichthyidae:

**(47) La présence d'un prémaxillaire très mobile** (Chardon et La Hoz, 1974: 22).

Aucune synapomorphie n'est connue pour séparer les Rhamphichthyidae des Hypopomidae.

Gomes (Université de Californie), étudiant actuellement la phylogénie des Gymnotiformes sur la base des séquences mitochondriales d'ADN, semble considérer les Hypopomidae comme un clade non-naturel (comm. pers., juillet 1993). Selon lui *Hypopomus* serait plus proche des Rhamphichthyidae que des autres Hypopomidae. Cela pourrait expliquer pourquoi il nous apparaît difficile de trouver des synapomorphies bien nettes chez ces deux familles. Les résultats définitifs de cette étude permettront peut-être de mieux comprendre les relations phylogénétiques de ces familles.

Les Gymnotoidea se séparent des Rhamphichthyoidea par l'absence des caractères précédemment cités chez cette superfamille et par la présence des synapomorphies suivantes:

**(48) Réduction du maxillaire** (Chardon, comm. pers).

**(49) Disparition de la fontanelle antérieure** (au moins chez l'adulte) (Chardon et La Hoz, 1974: 21).

**(50) Augmentation du nombre de vertèbres précaudales** (voir tableau I). Chez les Gymnotoidea, le nombre de vertèbres précaudales varie de 24 à 41 pour un nombre total de 79 (*Gymnotus*) à 255 (*Electrophorus*). Rappelons cependant que la séparation entre vertèbres précaudales et caudales est difficile à faire chez *Electrophorus*. Ce nombre de vertèbres précaudales varie de 12 à 18 seulement chez les Gymnotiformes non Gymnotoidea, pour un nombre total de vertèbres allant de 77 à 94 (animaux non régénérés). Seul, *Sternopygus* possède un nombre de vertèbres précaudales de 20-26 (Lundberg et Mago-Leccia, 1986: 56), donc inférieur à celui des Gymnotoidea, pour un nombre total de 75 (exemplaire partiellement régénéré).

**(51) Apparition d'un corps cylindrique.** Les Gymnotiformes non Gymnotia ont un corps aplati latéralement (voir caractère 13).

**(52) Disparition des côtes pleurales modifiées** ("rib-like bones") (ou des épines hémales antérieures libres) (voir caractère 15).

**(53) Allongement de la bouche** (prémaxillaire et mandibule et proéminence de cette dernière).

**(54) Réduction du cleithrum** (Lundberg et Mago-Leccia, 1986).

**(55) Perte du lacrymal** (Chardon et La Hoz, 1974: 22).

Au sein des Gymnotoidea, les Gymnotidae présentent les synapomorphies suivantes:

**(56) Potentiel de régénération des épines neurales**. Une même remarque peut être faite ici vis-à-vis des Electrophoridae (voir caractère 43) pour ce caractère lié à la régénération et de ce fait non observé jusqu'à présent chez cette dernière famille. Il peut donc correspondre à une synapomorphie des Gymnotoidea.

**(57) Forme carrée de l'opercule** Fink et Fink (1981) ont considéré la forme triangulaire de l'opercule comme une synapomorphie reliant les Siluriformes et les Gymnotiformes, l'opercule étant quadrangulaire chez les autres Ostariophysi. La présence d'un opercule carré chez les Gymnotidae doit être considérée comme une réapparition d'un caractère ancestral.

**(58) Capacité respiratoire augmentée par une chambre postérieure de la vessie natatoire hautement spécialisée et vascularisée** que ne possèdent pas les autres Gymnotiformes (Liem *et al.*, 1984).

Les Electrophoridae se séparent des Gymnotidae par quatre caractères:

**(59) La perte des écailles**, présentes chez les autres Gymnotiformes ainsi que chez les Ostariophysi non siluriformes. Notons cependant que la perte partielle des écailles (réduites à la région postérieure) a été signalée chez les Rhamphichthyidae (Mago-Leccia, 1978).

**(60) La réduction du nombre de myorhabdos** (caractère 11).

**(61) La présence d'organes électriques spécialisés de trois sortes**: les organes principaux à fortes décharges, les organes de Hunter mixtes et les organes de Sachs à faibles décharges correspondant au système électrosensoriel (électrolocation, reconnaissance spécifique et sexuelle). Les autres Gymnotiformes ne possèdent qu'un seul appareil électrogène donnant de faibles décharges (Bennet, 1971).

ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE D'*ELLISELLA KIRSCHBAUMI*

Les caractères suivants peuvent être observés chez *Ellisella kirschbaumi*:

- absence de nageoires pelviennes et dorsale **(4)** **(5)**;
- nageoire anale présente sur toute la longueur du bord ventral et anus supposé en position très antérieure **(6)**;
- lépidotriches anaux s'articulant directement à chaque axonoste proximal; l'axonoste distal, présent, se situant entre chaque axonoste proximal **(7)**;
- un squelette caudal axial réduit et une nageoire caudale probablement absente **(8)**. Ce caractère a été supposé (Meunier et Gayet, 1991) en raison du mode de régénération de la partie postérieure du corps de type Gymnotoidei (régénération d'un cylindre cartilagino-osseux, long, et non d'une plaque caudale comme chez les Apteronotoidei);
- électrogenèse **(9)**; ce caractère a été également admis chez *Ellisella* (Meunier et Gayet, 1991) en raison de la possibilité, chez le fossile, de morphogenèse réparatrice semblable à celle qui est observée chez l'actuel;
- haut potentiel de régénération **(10)**. Le fort pouvoir de régénération de l'endosquelette caudal chez les formes actuelles a été relié à l'importante innervation de la région postérieure du corps consécutive à la présence des organes électriques (Kirschbaum et Meunier, 1981, 1988). *Ellisella* semble présenter un potentiel équivalent puisqu'il est capable d'une régénération identique;
- abondance d'os intramusculaires qui sont de quatre sortes, les épineuraux, les épipleuraux et les épicentraux, pairs, et les myorhabdos dorsaux et ventraux, impairs. Les trois premiers groupes sont articulés directement aux éléments vertébraux centraux, tandis que le dernier groupe est situé à l'extrémité des épines neurale et hémales **(11)**;
- des épipleuraux en balais à leurs deux extrémités **(12)**, les épipleuraux dorsaux étant plus ramifiés que les ventraux;
- un corps aplati latéralement **(13)**, aux épines neurales droites;
- un allongement caudal important et une multiplication du nombre de vertèbres **(14)**. Bien que le nombre total de vertèbres soit inconnu chez *Ellisella*, certains fragments de corps préservés indiquent un grand nombre de vertèbres caudales;
- des côtes pleurales modifiées (= épines hémales antérieures libres) **(15)**;
- un canal rachidien fermé **(16)**.

Tous ces caractères anatomiques font d'*Ellisella* un Gymnotiforme indiscutable. Aucun des caractères apomorphes donnés par Fink et Fink (1981) ou présentés dans ce travail pour définir les Gymnotiformes (caractères 1 à 3 et 17 à 20) n'a pu être observé en raison d'une préservation insuffisante des fossiles connus seulement par des fragments de corps et un appareil operculaire.

Dans la mesure où *Ellisella* régénère une baguette cartilagino-osseuse, il est possible d'admettre que, contrairement aux Apteronotoidei et en accord avec les Gymnotoidei, sa nageoire caudale était très probablement absente **(26)** et son squelette caudal axial, réduit, remplacé à l'origine par un cylindre cartilagino-osseux **(27)**. Par ailleurs, Meunier et Gayet (1991) ont montré que la régénération de la partie postérieure du corps d'*Ellisella* était semblable à celle des Gymnotoidei, avec remplacement des éléments vertébraux par un axe squelettique cartilagino-osseux de longueur équivalente, et chez lesquels la nageoire anale retrouve également sa composition et sa longueur normales **(28)**; cela diffère des Apteronotoidei chez qui la régénération ne comporte pas la formation d'une baguette vertébrale lui permettant de retrouver sa longueur initiale.

En conséquence, *Ellisella*, qui possède trois synapomorphies des Gymnotoidei (**26, 27, 28**) et une seule des Apteronotoidei (**22**), peut être relié aux Gymnotoidei, groupe-frère des Apteronotoidei. Il apparaît plus primitif que les Gymnotoidei actuels par un pouvoir de régénération moindre, dans la mesure où il ne régénère aucun os intramusculaire, par son canal rachidien totalement fermé, du moins sur les fragments de corps observables (il est possible que, comme chez *Sternopygus*, certaines vertèbres aient possédé un canal rachidien fermé et d'autres, ouvert), par la présence d'une nageoire adipeuse que les autres ont perdue et par l'absence de régénération des épines hémales et neurales (Meunier et Gayet, 1991). Les os intramusculaires sont régénérés par tous les Gymnotoidei, les épines hémales par les Hypopomidae (mais non les Rhamphichthyidae) et les Gymnotidae (ou peut-être les Gymnotoidea) et les épines neurales par les seuls Gymnotidae (ou peut-être les Gymnotoidea).

Plusieurs caractères (**29, 30, 31**) ne peuvent pas être observés chez *Ellisella* en raison de la fossilisation incomplète de l'animal. Leur présence ou leur absence ne peut donc être définie et ils se placent, par conséquent, avant ou après la séparation d'*Ellisella*.

Le seul caractère des Sternopygia, observable chez *Ellisella*, correspond au cylindre post vertébral. Nous avons vu (caractère 35) que les Sternopygia se caractérisent par une ossification anisodiamétrique avec destruction progressive du cartilage, sauf chez *Steatogenys* qui conserve le cartilage central. *Ellisella* présente le même schéma que ce genre, la coupe transversale du cylindre (Meunier et Gayet, 1991) ayant montré une partie centrale cartilagineuse entourée d'os (la partie postérieure n'est pas préservée).

Le seul caractère, observé jusqu'à présent, propre à *Ellisella*, est l'ornementation de son appareil operculaire. Tous les Gymnotiformes actuels ont un appareil operculaire lisse, sans aucune ornementation. Nous avons vu que le caractère 22 (lépidotriches peu ou pas dichotomisés) est apparu parallèlement chez les Apteronotidae.

## CONCLUSION

D'après Fink et Fink (1981), *Sternopygus* apparaîtrait comme le Gymnotiforme morphologiquement le plus primitif, sans toutefois correspondre au groupe-frère de tous les autres Gymnotiformes. Ces auteurs présentent cinq caractères démontrant l'état primitif de ce taxon (parmi lesquels le nombre plus important de vertèbres précaudales et la plus longue chambre postérieure de la vessie natatoire, deux caractères qui apparaissent chez *Gymnotus* dont la position autapomorphique au sein des Gymnotiformes vient d'être démontrée). Rien n'est dit au sujet du squelette caudal, encore présent chez les Apteronotidae, et de la régénération de la partie postérieure du corps chez ces taxons. Or, Kirschbaum et Denizot (1975) ont montré que tous les Gymnotiformes juvéniles possédaient une nageoire caudale sous forme de simple repli tégumentaire soutenu par des actinotriches. Cette nageoire caudale disparaît chez les Gymnotoidei adultes tandis que les Apteronotoidei la conservent soutenue par des lépidotriches. Ce caractère et les problèmes de régénération impliqués nous apparaissent plus importants dans la phylogénie intragymnotiforme que les caractères définis par Fink et Fink (p. 308). Ainsi, nous avons vu (caractère 27) qu'il y a remplacement, chez les Gymnotoidei de l'hypuro-opistural (Kirschbaum et Meunier, 1984), plat, des Apteronotoidei par une baguette allongée à l'origine cartilagino-osseuse.

Il semble également que le potentiel de régénération des Gymnotoidei soit plus important que celui des Apteronotoidei puisque ces premiers régénèrent non seulement et en vraie longueur leur squelette axial (qui apparaît plus simple, il est vrai) mais également la moelle épinière, les muscles, la peau, les écailles, les électrocytes et la nageoire anale

(endo- et dermosquelettes). Plusieurs régénérations successives étant possibles dans les deux cas, il est évident que les Apteronotoidei raccourcissent à chaque mutilation, contrairement aux Gymnotoidei, le nombre de régénérations chez ces derniers paraissant *a priori* illimité (travaux expérimentaux, Kirschbaum et Meunier, 1981, 1988). Ce potentiel de régénération va également en s'intensifiant et en se diversifiant puisque *Ellisella* ne régénère aucun os intramusculaire; ceux-ci ne sont régénérés qu'au stade Gymnotoidei, les épines hémales le sont au stade Gymnotia à l'exception des Rhamphichthyidae) et les épines neurales, au stade Gymnotidae (ou Gymnotoidea).

Même si toutes les synapomorphies des Gymnotoidei ne sont pas observables en raison d'un manque de fossilisation chez *Ellisella*, certaines d'entre elles, comme la possibilité de régénération des os intramusculaires, l'ouverture du canal rachidien ou la disparition de la nageoire adipeuse, sont absentes du genre fossile qui peut donc représenter de ce fait, dans l'état actuel de nos connaissances, le groupe-frère de tous les Gymnotoidei.

Nous avons conscience que beaucoup reste à dire sur les formes actuelles. Néanmoins, la compilation des données existantes et nos observations personnelles ont permis de mettre en évidence l'existence de problèmes concernant les relations phylogénétiques des représentants du groupe des Rhamphichthyoidea: synapomorphies de la superfamille absentes chez certains représentants, impossibilité de reconnaître des synapomorphies entre les genres de la famille des Hypopomidae, etc. Parmi les Sternopygidae, nous avons vu également que certains genres ne possèdent pas toutes les synapomorphies de la famille, comme l'ouverture du canal rachidien, le remplacement du cartilage de la baguette caudale après régénération, etc. Or, les études fondées sur les séquences d'ADN mitochondrial, en cours de réalisation au Laboratoire de La Jolla de l'Université de Californie (Gomes, comm. pers.) semblent devoir montrer la polyphylie de la famille des Sternopygidae et peut-être de celles des Rhamphichthyidae et des Hypopomidae, ce qui expliquerait peut-être nos difficultés à trouver des synapomorphies de ces familles.

Fink et Fink (1981) ont donné 23 caractères reliant les Gymnotiformes (= Gymnotoidei des auteurs) aux Siluriformes (= Siluroidei). Malheureusement, mis à part le caractère 119 sur l'électroréceptivité de ces deux groupes (probablement beaucoup plus étendue chez les Gymnotiformes), aucun de ces caractères ne peut être observé chez les fossiles, soit en raison de la fossilisation incomplète, soit parce que concernant les parties molles de l'animal. Il est donc impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de confirmer ou d'infirmer la relation Gymnotiformes-Siluriformes à partir des fossiles récoltés en Bolivie.

**Remerciements.** - Les auteurs tiennent à remercier, J.P. Denizot pour nous avoir donné l'autorisation d'étudier les préparations microscopiques (*Steatogenys, Sternopygus, Hypopomus, Hypopygus* et *Rhamphichthys)* du Dr T. Szabo (Département de Neurophysiologie sensorielle, CNRS, 91190 Gif-sur-Yvette), A. Gomes (La Jolla, Université de Californie, USA) pour les renseignements donnés sur ses études en cours et N. Podevigne (URA 11 CNRS, Lyon) pour la réalisation des photos. Les dessins ont été réalisés par M. Gayet et scannerisés par A. Armand (URA 11 CNRS, Lyon).

## RÉFÉRENCES

ARRATIA G., 1992. - Development and variation of the suspensorium of primitive Catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. *Bonn. Zool. Monogr.*, 32: 1-149.

ARRATIA G. & P. SCHULTZE, 1991. - Palatoquadrate and its ossifications: development and homology within Osteichthyans. *J. Morphol.*, 208: 1-81.

ASANO H., 1962. - Studies on the Congrid eels of Japan. *Bull. Misaki Mar. Biol. Inst. Kyoto U.*, 1: 1-143.

BENNETT M.V.L., 1971. - Electric organs, pp. 347-491. *In*: Fish Physiology (Hoar W.S. & D.J. Randall, eds). Acad. Press New York.

BERRA T., 1981. - An Atlas of Distribution of the Freshwater Fish Families of the World. i-xxix + 1-197, Univ. Nebraska Press, Lincoln and London.

BLOT J., 1978. - Les Apodes fossiles du Monte Bolca. Studi e Richerche sui Giacimenti Terziari di Bolca, III. *Mus. Civ. St. Nat.*, 1-525.

CHABANAUD P., 1942. - Les côtes et le squelette intermusculaire de *Clupea harengus*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 215: 380-382.

CHARDON M., 1968. - Anatomie comparée de l'appareil de Weber et des structures connexes chez les Siluriformes. *Ann. Mus. roy. Afr. centr.*, sér. in 8°, 169: 1-277.

CHARDON M. & E. de LA HOZ, 1973. - Note sur le squelette, les muscles, les tendons et le cerveau des Gymnotoidei. *Ann. Sci. nat., Zool. Biol. anim.*, sér. 12, 15 (1): 1-10.

CHARDON M. & E. de LA HOZ, 1974. - Towards an improved classification of the gymnotid fishes by the use of the splanchnocranium characters. *Acta Biol. Jugosl., Ichth.*, 6 (1): 15-25.

ELLIS M.M., 1913. - The Gymnotoid eels of tropical America. *Mem. Carn. Mus.*, 6: 109-204.

FINK S.V. & FINK W.L., 1981. - Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. J. Linn. Soc.*, 72: 297-353.

FRANCILLON H. & F.J. MEUNIER, 1985. - Conservation et préservation des préparations colorées au bleu alcian et à l'alizarine. *Cybium*, 9: 121-126.

FUIMAN L.E. 1984. - Ostariophysi: development and relationships, pp.126-137. *In*: Ontogeny and Systematics of Fishes. (Moser H.G., Cohen D.M., Fahay M.P., Kendall A.W., Richards Jr.W.J. & L. Richardson, eds). *Sp. publ.* n°1, *Am. Soc. Ichthyol. Herp.*, Lawrence, Kansas.

GAYET M., 1980. - Contribution à l'étude anatomique et systématique des poissons cénomaniens du Liban, anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. *Mém. Mus. natl Hist. nat.*, nouv. sér., sér. C, Sci. Terre, 64: 1-150.

GAYET M., 1993. - Gonorhynchoidei du Crétacé supérieur marin du Liban et relations phylogénétiques des Charitosomidae nov. fam. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 127: 1-128.

GAYET M. - Biographie de A. de Humboldt. *In*: Dictionnaire du Darwinisme (Tort P., ed). *PUF*, Paris (sous presse).

GAYET M. & F.J. MEUNIER, 1991. - Première découverte de Gymnotiformes fossiles (Pisces, Ostariophysi) dans le Miocène supérieur de Bolivie. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 313: 471-476.

GÉRY J., 1962. - Essai sur les affinités phylogénétiques des Agoniates et l'origine des Characidae, à propos de la description d'une forme nouvelle de l'Amazone péruvienne: *Agoniates ladigesi*. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 60: 265-284.

GOMES J.A., ORTI G, HAYGOOD M., MEYER A. & W. HEILIGENBERG, 1993. - Evolutionary history of the South American electric fish: lessons from molecular phylogeny. *Congr. Am. Soc. Ichthyol. Herp.*, Austin, abstract: 151-152.

GREENWOOD P.H., MYERS G.S., ROSEN D.E. & S.H. WEITZMAN, 1966. - Named main divisions of teleostean fishes. *Proc. biol. Soc. Wash.*, 80: 227-228.

HENNIG W., 1950. - Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. 370 p. Berlin, Deutscher Zentralverlag.

HENNIG W., 1966. - Phylogenetic Systematics. 279 p. Univ. of Illinois Press, Urbana.

HOPKINS C.D. & W.F. HEILIGENBERG, 1978. - Evolutionary designs for electric signals and electroreceptors in gymnotoid fishes of Surinam. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3: 113-134.

HOWES G.J., 1980 - The anatomy, phylogeny and classification of bariliine cyprinid fishes. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, 37 (3): 129-198.

JOHNELS A.G., 1956. - On the origin of the electric organ in *Malapterus electricus*. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 97: 455-464.

KIRSCHBAUM F., 1977. - Electric-organ ontogeny: distinct larval organ precedes the adult organ in weakly electric fish. *Naturwissenschaften*, 64: 387-388.

KIRSCHBAUM F., 1981. - Ontogeny of both larval electric organ and electromotoneurones in *Pollimyrus isidori* (Mormyridae, Teleostei). *In*: Sensory Physiology of Aquatic Lower Vertebrates (Szabo T. & G. Czéh, eds), *Adv. Physiol. Sci. Vol.*, 31: 129-157.

KIRSCHBAUM F., 1983. - Myogenic electric organ precedes the neurogenic organ in Apteronotid fish. *Naturwissenschaften*, 70: 205-206.

KIRSCHBAUM F. & J.P. DENIZOT, 1975 - Sur la différenciation des électrorécepteurs chez *Marcusenius* sp. (Mormyridés) et *Eigenmannia virescens* (Gymnotidés), poissons électriques à faible décharge. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 281: 419-422.

KIRSCHBAUM F. & F.J. MEUNIER, 1981. - Experimental regeneration of the caudal skeleton of the glass Knifefish, *Eigenmannia virescens* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei). *J. Morphol.*, 168: 121-135.

KIRSCHBAUM F. & F.J. MEUNIER, 1988. - South American Gymnotiform fishes as model animals for regeneration experiments? *Monogr. dev. Biol.*, 21: 112-123.

KORRINGA M., 1970. - A new gymnotoid fish from the Rio Tocantins, Brazil. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 4, 38: 265-272.

LA HOZ E. de & M. CHARDON, 1984. - Skeleton, muscles, ligaments and swim-bladder of a Gymnotid fish, *Sternopygus macrurus* Bloch et Schneider (Ostariophysi, Gymnotoidei). *Bull. Soc. roy. Sci., Belg.*, 53(1): 9-53.

LEYHANSEN C., KIRSCHBAUM F., SZABO T. & M. ERDELEN, 1987. - Differential growth in the brain of the weakly electric fish *Apteronotus leptorhynchus* (Gymnotiformes), during ontogenesis. *Brain Behav. Evol.*, 30: 230-248.

LIEM K.F., ECLANCHER B. & W.L. FINK, 1984. - Aerial respiration in the banded knife fish *Gymnotus carapo* (Teleostei: Gymnotoidei). *Physiol. Zool.*, 57: 185-195.

LUNDBERG J.G. & F. MAGO-LECCIA, 1986. - A review of *Rhabdolichops* (Gymnotiformes, Sternopygidae), a genus of South American freshwater fishes, with description of four new species. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 138(1): 53-85.

MAGO-LECCIA F., 1978. - Los Peces de la Familia Sternopygidae de Venezuela. *Acta cient. Venez.*, 29, suppl. 1: 1-73.

MAGO-LECCIA F., LUNDBERG J.G. & J.N. BASKIN, 1985. - Systematics of the south American freshwater fish genus *Adontosternarchus* (Gymnotiformes, Apteronotidae). *Contr. Sci., nat. Hist. Mus. Los Angeles*, 358: 1-19.

MARSHALL L.G., SEMPERE T. & M. GAYET, 1993. - The Petaca (late Oligocene-middle Miocene) and Yecua (late Miocene) formations of the Subandean-Chaco basin, Bolivia, and their tectonic significance. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 125: 291-302.

MEUNIER F.J. & M. GAYET, 1991. - Premier cas de morphogenèse réparatrice de l'endosquelette d'un poisson Gymnotiforme du Miocène supérieur bolivien. *Geobios*, mém. sp. n° 13: 223-230.

MEUNIER F.J. & F. KIRSCHBAUM, 1978. - Etude anatomique et histologique du squelette axial de *Eigenmannia virescens* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei). *Acta Zool.*, 59: 215-228.

MEUNIER F.J. & F. KIRSCHBAUM, 1979. - Etude anatomique et histologique du squelette axial de la région caudale de *Gymnarchus niloticus* (Cuvier 1829) (Gymnarchidae). *Arch. Zool. exp. gén.*, 120: 415-430.

MEUNIER F.J. & F. KIRSCHBAUM, 1984. - Anatomical and histological investigations on the caudal skeleton of *Apteronotus leptorhynchus* (Apteronotidae, Gymnotoidei). *Acta Zool.*, 65(3): 135-151.

MYERS G.S., 1938. - Fresh-water fishes and west Indian Zoogeography. *Ann. Rep. Smith. Inst. Wash.* (1937): 339-364.

NELSON G., 1969. - Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of the vertebrates. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 141(4): 475-552.

PATTERSON C., 1977. - The contribution of paleontology to euteleostean phylogeny, pp. 579-643. *In:* Vertebrate Evolution (Hecht M.K., Goody P.C. & B.M. Hecht, eds), Plenum Press, New York.

REGAN C.T., 1911. - The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi. - 1. Cyprinoidea. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 8, 8: 13-32.

ROBERTS T.R., 1973. - Interrelationships of Ostariophysans, pp. 373-395. *In*: Interrelationships of fishes (Greenwood P.H., Miles R.S. & C. Patterson, eds), Acad. Press, London.

SIMONS E.V. & J.R. VAN HORN, 1971. - A new procedure for wholemount alcian blue staining of cartilaginous skeleton of the chicken embryos adapted to the clearing procedure in potassium hydroxyde. *Acta Morph.*, 8: 281-292.

SRIVASTAVA C.B.L. & T. SZABO, 1972. - Development of electric organs of *Gymnarchus niloticus* (Fam. Gymnarchidae): I. Origin and histogenesis of electroplates. *J. Morphol.*, 138: 375-385.

TAKAY T., 1959. - Studies on the morphology, ecology and culture of the important apodal fishes *Muraenesox cinereus* (Forsskål) and *Conger myriaster* (Brevoort) (en japonais). *J. Shimonoseki Coll. Fish*, 8: 209-555.

TAVERNE L., 1987. - Ostéologie de *Cyranichthys ornatissimus* nov. gen. du Cénomanien du Zaïre et de *Rhynchodercetis yovanovitchi* du Cénomanien de l'Afrique du Nord. Les relations intergénétiques et la position systématique de la famille néocrétacique marine des Dercetidae (Pisces, Teleostei). *Mus. roy. Afr. cent., Tervuren*, rapp. ann. 1985-1986: 93-112.

WILLIAMSON H., 1975. - Experiments and observations on the *Gymnotus electricus*, or electric eels. *Phil. Trans. roy. Soc. Lond.*, 65: 94-101.

*Reçu le 24.09.1993.*
*Accepté pour publication le 01.03.1994.*